Beiträge

zur

vergleichenden Anatomie der Cyperaceen

mit besonderer Berücksichtigung

der inneren Parenchymscheide.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VON DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT DER UNIVERSITÄT BASEL

VORGELEGT

VON

MARTIN RIKLI

AUS BASEL.

Berlin 1895.

Gebrüder Borntraeger

(Ed. Eggers).

Beiträge

zur

vergleichenden Anatomie der Cyperaceen

mit besonderer Berücksichtigung

der inneren Parenchymscheide.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VON DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT DER UNIVERSITÄT BASEL

VORGELEGT

VON

MARTIN RIKLI

AUS BASEL.

Berlin 1895.

Gebrüder Borntraeger

(Ed. Eggers).

Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

Herrn

Dr. Hermann Christ,

Präsident der schweizerischen botanischen Gesellschaft,

in dankbarer Verehrung

gewidmet

vom Verfasser.

(Separat-Abdruck aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Band XXVII, Heft 4.)

Inhalts-Uebersicht.

Seite

Einleitung 1

I. Specieller Theil. (Vergleichende Anatomie) 6

A. Der Stengel 6

1. Epidermis (Hautsystem und Stomata) 7

2. Das mechanische System 20

3. Assimilations- und Leitungssystem 37

4. Das Grundgewebe 53

B. Das Blatt 56

C. Rhizom und Wurzel 71

II. Systematischer Theil 73

A. Versuch einer Verwerthung der anatomischen Untersuchung für die Systematik 73

B. Uebersicht über die anatomischen Charaktere von Stengel und Blatt der Cyperaceae s. str. 77

Literatur-Verzeichniss 92

Ergebnisse 93

Figuren-Erklärung 95

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543921_0018

Einleitung.

Die unmittelbare Veranlassung vorliegender Arbeit war eine Figur nebst kurzer Notiz aus dem in seiner Art klassischen, bis jetzt einzig dastehenden Werk der „Physiologischen Pflanzenanatomie“ von Haberlandt. Fig. 61 (Edition 1884) obigen Werkes giebt das Querschnittsbild durch ein Leitbündel von Papyrus cicuta (Taf. XIX, Fig. 8). Die radiale Anordnung der Pallisaden um das Gefässbündel und das Auftreten einer chlorophyllhaltigen Zellschicht innerhalb der prosenchymatischen Schutzscheide sind die zwei Momente, welche jedem Pflanzenanatomen auf den ersten Blick auffallen werden. Drei Fragen waren es, welche beim Anblick dieser eigenthümlichen Gewebemodification sich mir zunächst aufdrängten. Steht das Vorkommen einer inneren Chlorophyllschicht bei Papyrus cicuta nur vereinzelt da, oder lässt sich vielleicht eine allgemeinere Verbreitung nachweisen? Welche Beziehungen zeigt diese endodermale Chlorophyllschicht zu den einzelnen Gewebesystemen und was für eine physiologische Function kann ihr möglicher Weise für die betreffenden Pflanzen zukommen?

Leider stehen nun aber gegenwärtig der vergleichenden anatomischen Untersuchung der Scirpoideen — aufgefasst in dem Umfange, wie sie von Engler-Prantl in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ begrenzt werden — nicht unbedeutende Hindernisse entgegen. Vor Allem ist die Literatur über diese Pflanzenfamilie noch äusserst lückenhaft. Weder in den Herbarien, noch in den einschlägigen Werken sind genügende Angaben über die localen Standortsverhältnisse zu finden, gerade diese wären aber für meine Untersuchungen von hervorragendstem Interesse gewesen. Nur Länderbezeichnungen aber, wie sie in der Literatur allgemein üblich, sind dagegen von sehr zweifelhaftem wissenschaftlichen Werth, weil bekanntlich jeder Himmelsstrich die mannigfachsten Standortsverhältnisse besitzen kann. Solche Aufzeichnungen sind höchstens von pflanzengeographischem, nicht aber von biologischem Interesse.

Bei diesen Untersuchungen war ich ferner beinahe ausschliesslich auf Herbarmaterial angewiesen, an welchem die thatsächlichen Verhältnisse durch das Trocknen und die damit verbundenen Spannungen oft erheblich verändert sind, und gerade das für diese Familie so überaus wichtige zarte Assimilationsgewebe wird durch das Austrocknen in seinen Formelementen oft stark verzerrt. Auch hier boten die Gewächshäuser nur geringen Ersatz, da die Kultur fremder Cyperaceen sich gewöhnlich nur auf wenige, sich stets wiederholende Arten beschränkt, indessen zahlreiche wichtige tropische Gattungen in unseren botanischen Gärten überhaupt nicht gehalten werden. Für die Erklärung der oft sehr fremdartigen Verhältnisse, wie sie uns beim anatomischen Bau der Cyperaceen häufig entgegentreten, ist man daher meistens nur auf Analogieschlüsse angewiesen, welche leider keinen Anspruch auf absolute Richtigkeit machen können; ja es sind mir sogar einzelne Fälle vorgekommen, wo die ganze Gewebestructur so sehr allem sonst Bekannten widersprach, dass mich auch Analogieschlüsse vollkommen im Stiche liessen, und ich höchstens noch Vermuthungen auszusprechen wagte. —

Da nun aber die Beantwortung obiger Fragen eine weitgehendere vergleichend anatomische Untersuchung der Cyperaceen nöthig machte, so sah ich mich veranlasst, auch noch

andere Verhältnisse in meine Untersuchungen hereinzuziehen, und so die ganze Arbeit auch für die Systematik verwerthbar zu machen, was ja ganz in der Richtung der heutigen vergleichenden Anatomie liegt. Die Pflanzenanatomie wird dann zu einem Prüfstein für die jetzt bestehende, vorwiegend morphologische Systematik werden. Die specielle Anatomie kann so dazu dienen, manch' irrige, unberechtigte Auffassung zu widerlegen, manch' schüchterne Vermuthung zu bestätigen, und durch diesen Sichtungsprocess kann sie in letzter Linie auch nur fördernd und belebend auf die Morphologie selbst zurückwirken.

Wer die morphologischen Arbeiten über die Cyperaceen kennt und weiss, wie sehr bei den einzelnen Autoren der Gattungsbegriff schwankt, wie offenbar nah stehende Formen auf Grund einseitiger Berücksichtigung morphologischer Merkmale auseinandergerissen und von einander weitabliegenden Gattungen und Arten einverleibt werden, wird die Stellung, die wir der vergleichenden Anatomie einräumen möchten, wohl begreifen. Palla giebt uns für diese Art der Systematik einige interessante Beispiele: „Betrachten wir z. B. die Arten der Gattung Trichophorum. Trichophorum alpinum (Pers) wird, weil die Perigonborsten länger als die Tragborsten sind, zu Eriophorum gerechnet, T. caespitosum stellt man zu Scirpus, weil die Perigonborsten die Tragblätter nicht überragen, und T. atrichum endlich wird zu Isolepis gehörig betrachtet, weil die Blüthe überhaupt keine Perigonborsten besitzt. Die Gattung Heleocharis wird von ihren Verwandten immer nur auf Grund eines einzigen Merkmals unterschieden, nämlich durch den Griffel, dessen unterer Theil knollenförmig verdickt ist und bei der Fruchtreife dem Nüsschen als ein kleiner Knopf aufsitzt, die anderen hervorragenden Merkmale dieser Gattung werden ganz ausser Acht gelassen.“ Ich stimme daher mit Palla vollkommen überein, wenn er im Weiteren sagt: „In der Methode einseitiger Berücksichtigung morphologischer Charaktere liegt eben eine der Hauptschwierigkeiten, die sich der Systematik bei der Nachforschung nach den Verwandtschaftsverhältnissen der Pflanzen darbieten. Sie ist auch zum grossen Theil Schuld daran, dass die Anatomie in der Systematik bis jetzt so wenig Erfolge zu

verzeichnen hat. Viele der sogenannten Durchkreuzungen morphologischer und anatomischer Merkmale werden auf den Umstand zurückzuführen sein, dass die Charaktere eben einseitig und willkürlich gewählt sind. Gerade bei den Cyperaceen erweist sich die Anatomie von der grössten Wichtigkeit für die Systematik, die bei dieser Familie gewonnenen Resultate sind um so werthvoller, als die meisten Cyperaceen Sumpfpflanzen sind und darum mehr oder weniger gleichartige Standorte bewohnen. Der oft gemachte Einwurf, der anatomische Bau der Pflanze wechsle von Standort zu Standort und sei deshalb für systematische Zwecke unbrauchbar, fällt mithin für diese Familie weg."

Wenn ich nun aber selbst die Anatomie der Cyperaceen für die Systematik nicht bis ins Einzelne verwerthet habe, so liegt das hauptsächlich darin, dass es ursprünglich gar nicht in meiner Absicht lag, auch noch systematische Fragen in den Rahmen meiner Arbeit hineinzuziehen. Ich habe daher anfangs bei meinen Untersuchungen auf die unterscheidenden Merkmale zwischen den einzelnen Arten zu wenig Gewicht gelegt, so dass mir später auf Grund meiner Notizen ein detaillirteres Eingehen auf die anatomische Systematik unmöglich gewesen wäre. Dass aber auch die Anatomie allein eine systematische Unterscheidung der Arten wirklich zulässt, das hat uns Duval-Jouve in seiner Arbeit über die französischen Cyperus-Arten glänzend bewiesen.

Endlich sei noch erwähnt, dass in dieser Abhandlung unter Cyperaceen immer die Cyperaceen s. str., d. h. nur die Scirpoideen verstanden sind.

Von Literatur[1]), die ich öfters zu benutzen Gelegenheit hatte, habe ich besonders folgende Arbeiten zu erwähnen:

E. Gilg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceen. Engler's Jahrbücher, Bd. XIII.
Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1884.

---

1) Weitere Literaturangaben finden sich im Verlauf des Textes und am Schluss in dem alphabetischen Verzeichniss der mir bekannt gewordenen Arbeiten über Cyperaceen angeführt.

C. S. Kunth, Enumeratio plantarum omnium, 1837, Bd. II.
Palla, Ueber die Gattung Scirpus. Botan. Centralbl. 1888, III, S. 371 ff. und 1889, III, S. 294 ff., wie auch in Engler's Jahrbücher, Bd. X, S. 294—301.
G. Volkens, Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.

Den Stoff gedenke ich in folgende zwei Hauptabschnitte zu gliedern. Der erste wird eine vergleichend anatomische Uebersicht der Cyperaceen nach den einzelnen Gewebesystemen enthalten, und im zweiten Theil möchte ich dann diese Resultate systematisch verwerthen und die Ergebnisse der anatomischen und der morphologischen Systematik miteinander vergleichen. —

Wenn nun diese Studie über die Cyperaceen etwas breit geworden ist, so mag diese Weitläufigkeit einerseits in der mangelhaften Literatur dieser Pflanzengruppe, andererseits in dem Auftreten zweier familiärer, histologischer Elemente von ganz hervorragender Bedeutung — der inneren Parenchymscheide und der Kegelzelle — ihre Berechtigung finden.

I. Specieller Theil. (Vergleichende Anatomie.)

A. Der Stengel.

Es sind rein formelle Gründe, welche mich veranlassen, zuerst die Anatomie des Stengels zu behandeln. Das mir zugängliche, reichlichere Material gestattete nämlich eine genauere Durcharbeitung und grössere Uebersichtlichkeit, als dies bei den anderen Organen, besonders bei Rhizom und Wurzel, der Fall war.

Der Stengel ist im Querschnitt rund, drei- bis mehrkantig, oder sogar halbmondförmig bis mehr oder weniger stark oval ausgezogen. Beim typisch ovalen Stengel ist die Uebereinstimmung zwischen Stengel und Blatt oft eine sehr grosse, wie es denn auch nicht immer möglich ist, diese beiden Organe anatomisch scharf auseinander zu halten. Es giebt überhaupt kein einzig durchgreifendes anatomisches Merkmal, welches für die Diagnose eines dieser beiden Organe massgebend wäre. Sogar die Bilateralität, die oft mit Vorliebe als ein specifisches Blattmerkmal angeführt wird, hält bei genauerer Prüfung nicht stand. Kyllingia squamulata (Vahl) besitzt einen entschieden dorsiventral gebauten Stengel. Die eine Seite hat bei dieser Pflanze, durch mächtige subepidermale Rippen und entsprechende Gegengurtungen eine erhebliche mechanische Verstärkung erfahren, auch verlaufen hier vorwiegend die Leitbündel; die andere Seite besitzt wenige, schwache subepidermale Rippen und nur vereinzelte kleine Gefässbündel.

Die Gewebe des Stengels sind meistens in mehr oder weniger regelmässigen, concentrischen Kreisen angeordnet. Unmittelbar unter der Epidermis verlaufen die mechanischen Elemente als subepidermale Rippen; auf sie folgt ein mehr oder weniger mächtig entwickeltes Assimilationsgewebe. Dieses in der Längsrichtung durchziehend oder sich an dasselbe anlehnend, sehen wir auf jedem Querschnitt die Gefässbündel auftreten. Das Leitungssystem durchzieht aber auch noch das centrale Grundgewebe. Bei hygrophilen Cyperaceen ist endlich noch ein centraler Hohlkanal sehr verbreitet. Wir werden dieser Anordnung der Gewebe auch in unserer Darstellung folgen, indem wir mit der Epidermis beginnen und sodann nach Innen weiter schreiten.

1. Epidermis (*Hautsystem und Stomata*).

Aus den Arbeiten von De Bary, Haberlandt, Sachs, Schwendener etc. wissen wir, dass der Epidermis eine dreifache Function zukommt. Das äusserst zarte Häutchen der Cuticula soll durch seine Impermeabilität für Wasser und Gase als Schutz gegen Austrocknung dienen. Die oft erheblich verstärkte Cellulosemembran übernimmt vorwiegend mechanische Functionen, während das Lumen der Zelle endlich noch als Wasserreservoir für das Assimilationssystem dienen muss. Die Epidermis ist somit in der weitesten Bedeutung des Wortes Schutzgewebe, ein natürlicher Panzer gegen alle erdenklichen nachtheiligen Einwirkungen der Aussenwelt. Obige drei Functionen müssen wir demnach stets vor Augen haben, wenn wir die Rolle der Epidermis recht würdigen wollen, sie sind aber nicht überall gleich scharf ausgeprägt. Gerade die wasserspeichernde Function der Epidermis tritt im Stengel der Cyperaceen gewöhnlich sehr zurück, weil bei dieser Familie dafür meistens ein wohlentwickeltes centrales Wassergewebe vorhanden ist.

Sehen wir nun, wie das Hautsystem der Cyperaceen diesen verschiedenen Functionen entspricht. Nur vereinzelt finden wir auf dem Stengelquerschnitt eine annähernd quadratische Form der Epidermiszellen, meistens sind dieselben mehr oder weniger stark tangential gestreckt und erscheinen so rechteckig, abgeplattet. Wenn wir versuchen, die Epidermis abzuziehen, so sehen wir die einzelnen Zellen in deutlichen, lückenlos aneinanderstossenden Längsreihen angeordnet. Durch diese Längsreihen wird dann auch der longitudinale Verlauf der Spaltöffnungen bedingt. Schon bei diesem gewöhnlichen Bau der Epidermiszellen sind die benachbarten Zellreihen so fest miteinander verbunden, dass beim Versuch die Haut abzuziehen, die Bruchlinie bald die Epidermiszellen zerreisst, bald auch der Verwachsungsfläche zweier Zellen folgt. — Die Verwachsungsfläche ist also keine ausgesprochene Bruchfläche. Trotzdem wird aber die Verbindung der Epidermiszellen untereinander sehr häufig noch durch eine vollständige, gegenseitige Verzahnung der Membranen bedeutend erhöht, es sei hier nur Cyperus alternifolius (L.) erwähnt. Auf einem typischen Längsschnitt erscheinen

die Epidermiszellen meistens etwas in der Richtung des Organes gestreckt, ohne dass die Zellenden keilförmig auslaufen. Wir haben es also mit typischem, schwach gestreckten Parenchym zu thun.

Die Epidermis ist meistens einschichtig und über den subepidermalen Rippen bedeutend kleinlumiger. Bei mehrschichtiger Epidermis sind die unter der äussersten Schicht gelegenen Zelllagen zartwandiger gebaut und functioniren als typisches Wassergewebe. So besitzen Cyperus stoloniferus (Vahl), ferner verschiedene Hypolytrum spec. eine mehrschichtige Epidermis. Bei Hypolytrum humile (Böckeler) ist dieselbe sogar 4—5schichtig. Die mehrschichtige Epidermis repräsentirt immer eine höhere Stufe der Ausbildung des Wassergewebes als die einfache Oberhaut. Während bei der einschichtigen Epidermis das Lumen der Zelle als Wasserreservoir functionirt, wird die typische Oberhaut jetzt von dieser Aufgabe ganz entlastet, dafür kann sie nun den übrigen an sie gestellten Anforderungen in erhöhtem Maasse entsprechen. Diese Entlastung der Epidermis hat zur Folge, dass die Lumina der peripherischen Zellschicht eine bedeutende Reduction erfahren. Aus dieser Arbeitstheilung resultirt also eine erhöhte Leistungsfähigkeit. Gerade Hypolytrum wird uns später in seiner äusserst interessanten Blattanatomie eine Reihe lehrreicher Beispiele liefern, die uns alle auf's deutlichste zeigen, wie mit extremen, äusseren Bedingungen eine weitgehende Differenzirung und Arbeitstheilung Hand in Hand geht. Bei Kyllingia gracilis (Vahl) ist die Epidermis nur zwischen den subepidermalen Rippen zweischichtig. Die Grösse der Epidermiszellen schwankt bei den einzelnen Arten und Gattungen nur wenig, sie sind meistens von mittleren Dimensionen, oft sogar kleinlumig. Als Ersatz tritt bei xerophilen Formen stets ein centrales Wassergewebe auf.

Was nun die oberflächliche Ausbildung des Hautgewebes anbetrifft, so wollen wir hier zunächst der „Rillenbildung“ gedenken, wie sie uns bei Ficinia stolonifera (Nees ab Esenb.) Taf. XIX, Fig. 4 und F. tenuifolia Rth. entgegentritt. Ein Querschnitt durch den Stengel dieser beiden Formen zeigt uns eine eigenthümliche regelmässige Wellung der Peripherie. Jeder Vorsprung entspricht einer subepidermalen Rippe, in den „Rillen“

sind die Zellen der Oberhaut wohl ausgebildet und an den tiefsten Stellen, gewöhnlich je von einer kleinen Spaltöffnung durchbrochen. Werden die Rillen sehr eng, so liegt jede Spaltöffnung in einer tiefen Einsenkung, welche dann als äusserer Athemraum aufzufassen wäre. Rillenbildung treffen wir immer nur bei Formen von mehr xerophilem Gepräge, in ihr bekundet sich immer die Tendenz die cuticuläre und stomatäre Transpiration herabzudrücken. Heleocharis geniculata (Brow) und einige andere Cyperaceen (Taf. XIX. Fig. 5) zeigen jedoch gerade ein umgekehrtes Verhalten. Zwischen den kleinen, in ziemlich regelmässigen Abständen wiederkehrenden subepidermalen Rippen sind die zart gebauten Epidermiszellen stark vorgewölbt. Die Spaltöffnungen erhalten dadurch schon eine sehr exponirte Lage, ragen aber zudem noch über die Flucht der übrigen Epidermiszellen etwas hervor. Die subepidermalen Rippen verlaufen also hier immer im Grunde der rillenartigen Einbuchtungen der Epidermis. Im Uebrigen besitzt die Pflanze einen durchaus lacustren Charakter, ihre ganze anatomische Structur deutet darauf hin, dass sie an eine Lebensweise in beständig feuchter Umgebung gebunden war. Auch mehrere Lipocarpha spec sind durch eine ähnliche Lagerung des Hautgewebes ausgezeichnet. Die äussere Epidermiswand erfährt aber hier eine namhafte Verstärkung, die Stomata liegen in der Flucht der übrigen Epidermiszellen. Die Zellen unmittelbar unter den einzelnen Spaltöffnungen sind endlich stark radial gestreckt und bilden so eine lange trichterförmige innere Athemhöhle.

Die Cuticula ist immer vorhanden. Sie bietet uns eines der untrüglichsten Merkmale, den hygrophilen oder xerophilen Charakter der Gewächse zu erkennen. Die Cyperaceen, in ihrer überwiegenden Mehrzahl echte Wasser- und Sumpfpflanzen, welche immer in einer von Feuchtigkeit durchschwängerten Atmosphäre leben, zeichnen sich durch eine äusserst zarte Cuticula aus. Nach Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure bleibt nur noch ein ganz dünnes Häutchen übrig. In demselben Maasse finden wir ferner auch die äussere Epidermiswand schwach entwickelt. Es sei hier nur an Fuirena repens (Kth.) erinnert, wo die Dicke der Aussenwand kaum jemals 4 μ erreicht. Andererseits sehen wir, dass bei den an extremere Verhältnisse angepassten Formen die Cuticula allein oft schon 4 μ überschreitet.

Die Aussenwand der Epidermis ist hin und wieder eigenthümlich granulirt, besonders in der Nachbarschaft der Spaltöffnungen (Taf. XIX, Fig. 3). Diese Granulirung ist um so auffälliger, da sie bei ein und derselben Art bald sehr stark ausgebildet ist, bald gänzlich fehlt.

Ascolepis capensis (Kth.) und Fimbristylis pycnocephala (Nees ab Esenb.) zeigen sie immer mehr oder weniger deutlich entwickelt. Ich glaube, dass das hauptsächliche Auftreten dieser epidermalen Emergenzen in der Nähe der Stomata uns ein Urtheil über den Werth und die Bedeutung dieser Gebilde erlaubt. Da die Spaltöffnungen in Längsrinnen auftreten, so ist bei starkem Thau oder Regen die Gefahr vorhanden, dass das Wasser von beiden Seiten nach der Rinne fliesst und diese ausfüllt. Dadurch würde aber der Gasaustausch bedeutend erschwert oder möglicher Weise zeitweilig gänzlich sistirt. Die Emergenzen sollen daher das nach der Längsrinne abfliessende Wasser aufhalten und so eine zeitweilige Functionslosigkeit der Stomata verhindern. Die ausserordentliche Variabilität dieser Gebilde, selbst bei ein und derselben Species, würde sich dann auf kleine Unterschiede in den Standortsbedingungen, in der Lage der einzelnen Organe, in der Ausbildung der Längsrinnen zurückführen lassen.

Es giebt wohl wenige Pflanzenfamilien, bei denen die Trichome eine so untergeordnete Rolle spielen, als gerade bei den Cyperaceen. Der Mangel an Haargebilden könnte beinahe in die Familiendiagnose aufgenommen werden. Die grosse Armuth kommt aber nicht nur in der spärlichen Ausgliederung von Trichomen selbst, sondern auch noch in der Einförmigkeit und geringen Differenzirung dieser Gebilde zum Ausdruck. Die Ursache für diese auffällige Erscheinung wird wohl wieder hauptsächlich in der hygrophilen Natur der Cyperaceen zu suchen sein. Die Cyperaceen sind eben doch in ihrer grossen Mehrzahl Sumpfpflanzen, bei denen die Trichombildung ohnedies immer stark zurücktritt.

Die Haare, welche bald als Transpirationsschutz, bald als Schutzmittel gegen zu intensive Beleuchtung oder auch gegen nächtliche Wärmeausstrahlung fungiren, haben bei einer vorwiegend aus Sumpfpflanzen bestehenden Flora eine nur sehr

untergeordnete Bedeutung. Die trockenen Standorten angepassten Formen treten gegenüber den Sumpfpflanzen sehr zurück: es sind dann vornehmlich Felsen-, Steppen- oder Gebirgsbewohner. Diese Arten beschränken sich meistens auf die Ausgliederung von einfachen Papillen. Die Aussenwand einzelner Epidermiszellen wölbt sich über die Flucht der Nachbarzellen empor; erfolgt nun an der Spitze einer solchen Papille ein localisirtes Spitzenwachsthum, so wächst die Papille zum einzelligen Haare aus. Zur Segmentirung mehrzelliger Trichome oder zur Ausgliederung einer Basalzelle kommt es bei Cyperaceen nie. Bei Psilocarya treffen wir ansehnliche, keilförmige Papillen mit ausserordentlich verdickter Aussenwand. Einfache Papillen besitzen ebenfalls Heleocharis palustris (L.) und Ficinia ramosissima (Kth.). Eriophorum filamentosum (Böckeler) (Taf. XVIII, Fig. 3) lässt uns alle Uebergänge von den ersten Anfängen einer Papille bis zur vollkommenen Ausbildung schlauchförmig einzelliger Trichome mit Leichtigkeit verfolgen. Nur typische Haare ohne Papillen finden wir bei Fuirena squarrosa (Mich.). Unter den von mir untersuchten Arten zeigte Fimbristylis glomerata (Nees) die stärkste Haarbekleidung. Einzelne Exemplare waren sogar dicht wollig, doch auch hier sind die Trichome stets einzellig, obwohl sie oft den halben Durchmesser des ausgewachsenen Stengels an Länge übertreffen. Wachsüberzüge werden in der Familie nirgends ausgeschieden.

Die Mächtigkeit der äusseren Cellulosemembran ist, wie bei der Cuticula, eine sehr wechselnde. Im Allgemeinen gilt auch hier der Satz, dass sie bei Sumpfpflanzen schwächer ausgebildet ist als bei xerophilen Formen. Bei Cyperus bruneovaginatus (Bklr.) und bei Eriophorum alpinum (L.) ist die Aussenwand der Epidermis so dick als das Lumen der Zelle, und Fimbristylis triflorus (Sch.) geht sogar noch weiter, so dass oft das Lumen beinahe ganz verschwindet. Ficinia radiata (Kth.) ist durch kleine, etwas tangential gestreckte Epidermiszellen ausgezeichnet, die äusseren Wandungen der Zellen sind doppelt so dick, als die zugehörigen Lumina breit sind. Mit dieser mächtigen Ausbildung der Epidermisaussenwand ist häufig eine feine tangentiale Schichtung derselben verbunden. Man hat den Eindruck, als sei die Cellulosemembran aus zahlreichen äusserst feinen, auf

einandergelegten Lamellen aufgebaut. Ob diese Differenzirung schon bei der lebenden Pflanze vorhanden ist oder als eine Folge der Austrocknung nur bei Herbarmaterial beobachtet werden kann, war aus dem mir zur Verfügung stehenden Material leider nicht ersichtlich. — Cuticularschichten waren auch bei den mächtigsten Aussenwandungen nicht nachzuweisen.

Die innere Epidermiswand ist da, wo sie direct an das Assimilationsgewebe oder an peripherische, unmittelbar unter der Epidermis verlaufende Luftkanäle und Atemhöhlen stösst immer sehr zart, dünnwandig und bietet hier weiter nichts beachtenswerthes. Dagegen zeigt die innere Epidermismembran über den subepidermalen Rippen eigenthümliche, kegelförmige, papillöse Bildungen, welche nicht nur für die Scirpoideen, sondern auch noch für die zweite grosse Unterfamilie der Cyperaceen, für die Carices von hohem diagnostischen Werth sein dürften. Diese Zellen wurden bereits 1871 von Duval-Jouve[1]) an Galilea mucronata L. (sub: Schoenus) beobachtet und als „cellules à fond conique" beschrieben. Diese inneren epidermalen Warzen, welche stets entweder in der Einzahl oder auch zu mehreren innerhalb derselben Epidermiszelle auftreten, besitzen eine zierliche, sehr elegante Kegelform, und berühren oft noch die äussere Membran. Der Kegel ist an seiner Basis mehr oval, so dass der grössere Durchmesser in die Längsrichtung des Organs zu liegen kommt. Die innere Epidermiswand ist unter diesen Kegeln jeweilen stark verdickt und bildet so das sogenannte Innenhäutchen. Innenhäutchen und Zäpfchen sind verkieselt, reagiren aber sonst auf chemische Agentien in derselben Weise wie die übrigen Epidermiszellen. Aus den Längs- und Flächenschnitten ergiebt sich, dass diese Kegelzellen (Taf. XIX, Fig. 9) regelmässiger gebaut sind als die gewöhnlichen Epidermiszellen und dass sie auf jedem Baststrang in einer oder in zwei Längsreihen auftreten. Diese inneren Papillen treffen wir aber nicht nur am Stengel, sondern auch in den Epidermiszellen der Blätter und der Rhizome an, jedoch auch hier nur da, — heben wir diese

1) Académie des Sciences et Lettres de Montpellier. Mémoires de les section des sciences, Tom. VIII, 1872—75: Duval-Jouve, Sur une forme de cellules épidermiques qui paraissent propres aux Cyperacées, p. 227—234.

Thatsache noch einmal besonders hervor, — wo die Epidermis von Baststrängen begleitet wird. Es ist demnach klar, dass diese Gebilde an allen Blättern, Wurzeln, Rhizomen und Stengeln fehlen werden, wenn keine subepidermalen Baststränge vorhanden sind.

Wir werden also in den Blättern von Kyllingia oder im Schaft der meisten Hypolytrum-Arten, wo solche Skeletstränge gewöhnlich ganz fehlen, auch keine Kegelzellen antreffen. In einer kürzlich veröffentlichten Arbeit von E. Wilczek: „Beiträge zur Erkenntniss des Baues der Frucht und des Samens der Cyperaceae“ (mit 6 Tafeln), Botan. Centralbl. XIII. Jahrg., Bd. LI. No. 5/6, finden wir diese Kegelzellen auch an der Fruchtschale der Cyperaceen signalisirt. Auch in diesem Fall ist die Kegelzelle streng an mechanische Zellen gebunden, indem sie nur über der sogenannten Hartschicht, die ja bekanntlich ganz aus Sklereiden besteht, auftritt. Gelegentlich können auch hier mehrere Papillen in einer Zelle vorkommen, wie z. B. in der Fruchtschale von Carex depauperata (Good). Fassen wir zusammen, so ergiebt sich, dass die Kegelzellen immer von mechanischen Elementen begleitet sind, und zwar in Blatt, Stengel und Rhizom von Stereiden, in der Fruchtschale aber von typischen polyedrischen Steinzellen, sogenannten Sklereiden. Westermaier untersuchte endlich bei Eriophorum latifolium, Cyperus alternifolius und verschiedenen Carices die Entwickelungsgeschichte dieser Gebilde. Es ergab sich, dass diese Zäpfchen erst relativ spät, kurz vor der Fruchtreife entstehen. Auch ich hatte Gelegenheit, die weite Verbreitung der Kegelzellen bei den Cyperaceen zu constatiren und kann die von Duval-Jouve, Wilczek und Westermaier gemachten Beobachtungen nur bestätigen.

Was endlich die functionelle Bedeutung dieser Gebilde anbetrifft, so sind bereits drei Ansichten ausgesprochen worden. Haberlandt fasst die Kegelpapillen einfach als Verstärkungen der Bastbündel auf. Nach Westermaier sollen sie das Collabiren der Epidermiszellen über den subepidermalen Rippen verhindern, d. h. als eine Art Arretirungsmechanismus fungiren. Mit dieser Erklärung ist jedoch Wilczek nicht einverstanden, da sie jedenfalls für die Fruchtschale nicht richtig ist. Wilczek erblickt

in ihnen vielmehr ein Organ der Wasserspeicherung, da Zäpfchen und Innenhäutchen sehr quellbar sind. Ich möchte mich dieser Auffassung anschliessen, da mir vor allem die grosse Quellungsfähigkeit der Kegelpapillen als die hervorragendste Eigenschaft auffiel. An dem mir vorzüglich zur Verfügung stehenden Herbarmaterial habe ich diese Gebilde nie auffinden können, ich entdeckte sie erst später, als ich auch noch lebendes Material aus unserer heimischen Flora und aus dem botanischen Garten in Basel untersuchte. Dabei beobachtete ich, dass, wenn die Schnitte unter dem Deckglas im Wasser aufbewahrt wurden, bis dieses verdunstet war, die Kegelpapillen regelmässig zu einer undeutlichen, verschwommenen Masse zusammenschrumpften; setzte ich nun wieder Wasser zu, so erlangte die Papille allmählich wieder ihre frühere Form. Bei altem, sprödem Herbarmaterial scheinen sie das Quellungsvermögen entweder ganz verloren zu haben, oder aber die Quellung tritt erst nach längerer Zeit ein. Von rein teleologischem Standpunkt aus scheint es mir angezeigt, ein Gebilde von so beschränkter Verbreitung, das ja nur in einer einzigen Pflanzenfamilie und innerhalb dieser nur auf wenige Epidermiszellen über subepidermalen Baststrängen localisirt ist, auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen. Die immer wiederkehrende morphologische Ausbildung dieser Kegelpapillen, ihr Verhalten gegenüber polarisirtem Licht und chemischen Agentien unterstützen diese Auffassung. Schliesslich möchte ich noch auf die grosse Uebereinstimmung der Kegelpapillen mit jungen Cystolithenanlagen des Laubblattes von Ficus Carica hinweisen. In dieser Hinsicht können wir die Kegelpapillen als cystolithenartige Auswüchse auffassen (siehe Fig. 115 in Haberlandt's Physiolog. Pfl.-Anatomie).

Auch die Radialwände sind endlich noch von einigem Interesse. Nach Westermaier's Untersuchungen spielt die Epidermis der Blätter und chlorophyllhaltigen Stengel häufig auch noch die Rolle eines „Wassergewebemantels". Dies erfordert natürlich eine periodische Aufnahme und Abgabe von Wasser und Einrichtungen, welche den Wassertransport innerhalb des epidermalen Gewebes ermöglichen. Das erste Merkmal eines

peripherischen Wassergewebes werden daher dünnwandige Radialwände sein. Zahlreiche Arten wie z. B. Fuirena scirpoidea (Mich.) und Fuirena repens (Kth.) sind denn auch durch sehr zarte Radialwände ausgezeichnet. Da diese Epidermiszellen zudem etwas radial gestreckt und von mittlerer Grösse sind, so kommt bei Wassermangel leicht eine Wellung der Radialwände zu Stande. Ist die Zelle dagegen prall mit Wasser angefüllt, so werden die zarten Zellwände durch den hydrostatischen Druck wieder ausgespannt. Durch die Zartheit der seitlichen Wandungen wird somit ein blasebalg-ähnliches Spiel, welches der Wasseraufnahme resp. -Abgabe entspricht, ermöglicht. — Nicht immer sind aber die Seitenwände der Epidermiszellen in ihrer ganzen Breite gleichmässig dünn ausgebildet. Oft sind die peripherischen Theile der Radialwände erheblich verdickt, zum Theil auch cuticularisirt. Centripetal nimmt die Verdickung allmählich ab, um unmittelbar über der inneren Epidermiswand auffallend zart zu werden. Der Flüssigkeitsverkehr erfolgt also hier nicht mehr gleichmässig in der ganzen Breite der Epidermiszellen, sondern ist hauptsächlich auf eine mehr oder weniger breite Zone unmittelbar über der inneren Epidermiswand beschränkt, so z. B. bei Fimbristylis ferruginea (Vahl) (Taf. XVIII, Fig. 10). Bei Heleocharis rostellata (Forrey) (Taf. XVIII, Fig. 11) und Fimbristylis Eragrostis (Kth.) sind die beiden Enden der Radialwände verdickt und keilen sich gegen die Mitte der Zelle aus, so dass der Säfteverkehr hauptsächlich in der Mitte der Epidermiszellen erfolgt. Endlich ist hier noch der kleinen, membranösen, knopfförmigen Verdickungen zu gedenken, wie sie bei mehreren Cyperaceen auf der Epidermisaussenwand genau über den Radialwänden auftreten. Ich erinnere hier nur an Heleocharis quadrangulata (Brown), wo sich diese papillösen Ausstülpungen constant vorfinden.

Sehr verbreitet sind endlich bei den Cyperaceen hell- bis dunkelbraune Einschlüsse in den Epidermiszellen. Diese Substanzen treten aber nicht nur in der Epidermis, sondern ganz besonders auch als Begleiter der assimilirenden oder leitenden Elemente im Grundgewebe auf. Sie werden dann in langen, oft schlauchförmigen Idioblasten aufgespeichert und unterscheiden sich so von den assimilirenden Zellen nicht nur durch ihren

Inhalt, sondern auch durch ihre abweichende Form und beträchtliche Grösse. Oft sind ganze Zellen und Zellzüge mit diesen Substanzen vollkommen ausgefüllt. Bei lebendigem Material ist von solchen „braunen Zellen“ nie etwas zu sehen. Es scheint daher, dass durch das Absterben und Austrocknen gewisse chemische Processe, als deren Endproduct diese Zelleinschlüsse aufzufassen sind, gefördert werden. Diese braunen Massen sind jedenfalls gerbstoffähnliche Substanzen, über deren Bedeutung die verschiedenen Autoren ja immer noch nicht einig sind. Das constante Auftreten dieser Gerbstoffe in der Nähe der assimilirenden Zellen, scheint mir die Auffassung der Tannine als Excrete, als nutzlose Endproducte des Stoffwechsels zu bestätigen. Andererseits aber ist der Gerbstoffgehalt derselben Art in den verschiedenen Jahreszeiten ein wechselnder, und zwar scheint die Tanninaufspeicherung bei zahlreichen Formen im Sommer ein Maximum zu erreichen, um gegen den Herbst wieder erheblich abzunehmen.

Das Hautgewebe wird endlich von den Oeffnungspforten des Durchlüftungssystems durchbrochen. Wir werden daher die Betrachtung der Spaltöffnungsapparate am besten hier anschliessen. Wie wir bereits gesehen haben, sind die Spaltöffnungen am Stengel in longitudinalen Reihen angeordnet. Jede Oeffnung in der Epidermis entspricht aber einer mechanischen Schwächung des Hautgewebes. Da nun durch die Vertheilung und Orientirung der Stomata die schwachen Punkte am Stengel sich auf bestimmte Längslinien summiren, so entstehen am Stengel so viele Linien geringster mechanischer Widerstandsfähigkeit als Spaltöffnungsreihen vorhanden sind. Verhältnissmässig geringe Kräfte vermöchten in diesen Zonen ein Einknicken oder Zerreissen der Oberhaut zu bewirken. Die Cyperaceen bieten uns zahlreiche Beispiele, in welchen durch secundär mechanische Einrichtungen, Verletzungen dieser schwachen Partien verhindert werden sollen. Ich erinnere hier zunächst an den schon von Westermaier beschriebenen „Becherapparat“ von Eriophorum alpinum (L.) (siehe Haberlandt „Physiologische Pflanzenanatomie Fig. 106 d). Die Athemhöhlen unter den Spaltöffnungen sind zu Längskanälen verschmolzen, und die an den Athemraum grenzenden Zellen haben eine mechanische Umbildung erfahren. So

wird jede durch das reihenweise Auftreten der Stomata geschwächte Längszone durch diese aus dickwandigen Zellen bestehende feste Rinne wieder gestärkt. Die Zellen der Rinne lassen hin und wieder Intercellularien zwischen sich, durch welche diese peripherischen Athemkanäle mit dem centralen Durchlüftungssystem communiciren. Von Interesse ist auch der „Trichterapparat“ von Androtrichum polycephalum (Kth.) (Taf. XIX, Fig. 3). Aus der Zeichnung wird ersichtlich, dass wir durch die Spaltöffnungen nicht unmittelbar zum Assimilationsgewebe gelangen. Die unter den Stomata gelegenen Zellen sind etwas verdickt, chorophylllos und bilden, indem sie sich nach Innen auskeilen, in ihrer Gesammtheit eine Art „Trichter“. Einzelne Zellen des Trichters weichen an bestimmten Stellen voneinander, so entstehen kleine Intercellularien, durch welche die Luft zum Assimilationsgewebe gelangt. Aehnliche trichterartige Vorräume treffen wir auch bei Lipocarpha Sellowiana (Kth.) und mehreren anderen Cyperaceen. Strebezellen, wie sie von Gilg bei den Restiaceen in so grosser Mannigfaltigkeit nachgewiesen wurden, kommen bei dieser Familie nur vereinzelt und ohne specielle Eigenthümlichkeiten vor.

Der Spaltöffnungsapparat besteht gewöhnlich aus vier Zellen: den beiden halbmondförmigen Schliesszellen und den Nebenzellen. Letztere lassen auch noch bei ausgewachsenen Exemplaren ihre epidermale Herkunft deutlich erkennen. Sie haben nur eine partielle Umbildung erfahren, welche sich hauptsächlich auf eine radiale Streckung der Zellen auf Kosten ihrer tangentialen Ausdehnung und auf die Ausbildung dünner Wandungen beschränkte. Diese Nebenzellen spielen bei den Cyperaceen die Rolle eines Gelenkapparates der Spaltöffnungen, auf ihnen beruht die Beweglichkeit der Stomata. Damit soll jedoch keineswegs gesagt sein, dass den Nebenzellen immer diese Function zukommt, gelegentlich sind sie auch als Reservestoffbehälter aufzufassen, indem in ihnen zuweilen Stärke aufgespeichert wird. Die Schliesszellen enthalten oft auch Chlorophyll, welches sonst den Epidermiszellen fehlt. Es giebt nun aber auch einzelne Fälle, wo an der Bildung des Spaltöffnungsapparates nicht nur vier, sondern sogar sechs Zellen in mehr oder weniger ausgesprochener Weise betheiligt sind. So im Blatt von Ascolepis capensis

(Kth.) (Taf. XVIII, Fig. 9). Die beiden ersten Epidermiszellen rechts und links von den typischen Nebenzellen, besitzen im Vergleich zu den übrigen Hautzellen eine auffallend stark verdickte Innenwand. Diese Verdickung erreicht ihr Maximum in unmittelbarer Nähe der beiden Nebenzellen und dient jedenfalls dazu, dem ganzen Apparate ein festeres Gefüge zu geben; denn bei jeder Spaltöffnung sind vier bis sechs Zellen ohne jegliche Verbindung mit dem darunter liegenden Gewebe, ein grosser Athemraum dehnt sich hier aus, so dass der ganze Apparat gewissermassen in der Luft schwebt und so einer festeren Verbindung durchaus bedarf.

Die Stomata erfahren nun bei den einzelnen Cyperaceen oft sehr abweichende Ausbildungen, welche für die Regulirung der Transpiration von nicht zu unterschätzender Bedeutung sind. Die überwiegende Mehrzahl der Cyperaceen zeigen dagegen als Sumpfgewächse keine nennenswerthen Complicationen des Spaltöffnungsapparates. Die Spaltöffnung ist dann meistens phaneropor, d. h. sie liegt im gleichen Niveau mit den übrigen Epidermiszellen oder ragt sogar über dieselben empor (Taf. XVIII, Fig. 7 und 8). Mit dieser exponirten Lage ist gewöhnlich auch eine einfache Ausbildung der Stomata selbst verbunden. Die Ausbildung eines inneren Vorhofes unterbleibt und auch der äussere Vorhof verliert seine Bedeutung, indem die spitzen Hörnchen schwächer ausgebildet werden und stark voneinander abstehen. Solche stark hervorragende Stomata beobachten wir z. B. bei zahlreichen Fuirena spec. es sei hier nur Fuirena pubescens (Kth.) erwähnt, aber sie finden sich gelegentlich auch bei andern Gattungen, so bei Heleocharis geniculata (Brown), Hypolytium latifolium (Rich.) (Taf. XVIII, Fig. 8) etc.

Sehr beachtenswerth ist, dass die Stomata des Blattes oft stärker hervorragen als diejenigen des zugehörigen Stengels, so z. B. bei Fuirena repens (Kth), und am Blatt selbst machen sich je nach Lage und Standortsverhältnissen in der Ausbildung der Stomata die verschiedensten Einflüsse geltend. Oft besitzt die Blattunterseite hervorragende Spaltöffnungen, während sie auf der Blattoberseite viel spärlicher sind, und in der Flucht der Epidermis liegen (z. B. Fuirena pubescens) (Kth.). Kryptopore Stomata d. h. in der Epidermis eingesenkte Spalt-

öffnungen begegnen wir bei Cyperaceen nur ganz vereinzelt, so z. B. bei Acoridium tenellum (Nees.). Bei ausgesprochenen Xerophyten wird die Beweglichkeit des Spaltöffnungsapparates auf ein Minimum reducirt. Die kleinste Bewegung genügt, um die erforderliche Aenderung in der Transpirationsgrösse zu bewirken. Diese Verhältnisse kommen auch in der Anatomie zum Ausdruck. Bei solchen Formen erfahren die Schliesszellen eine Verdickung, die zuweilen bis zu einem Schwinden des Lumens führen kann, aber auch die Nebenzellen verlieren durch starke Verdickung ihrer Wände viel von ihrer früheren Beweglichkeit. Diese Thatsachen ergeben sich nicht bloss aus dem Vergleich von xerophilen und hygrophilen Formen; sie finden auch ihre volle Bestätigung, wenn wir junge und ältere Pflanzen von xerophilen Standorten miteinander vergleichen. Diese Verdickung kann schliesslich bis zur vollkommenen Functionslosigkeit führen. Wer z. B. die Stomata am ausgewachsenen Stengel von Ficinia lithosperma (Kth.) gesehen, wird über ihre Functionslosigkeit nicht mehr im Zweifel sein.

Wir haben in der Ausbildung der Stomata soeben eine Reihe von Gegensätzen kennen gelernt. Solche Gegensätze ergaben sich aus der Vergleichung von Stengel mit Blatt, von Blattober- und Unterseite, von jugendlichem und ausgebildetem Stengel. Aehnliche Contraste kommen aber auch noch zwischen vorragenden Stomata einerseits und stark verdickter Epidermis, mächtiger Cuticula und xerophilem Stengeltypus andererseits zum Ausdruck. Wenn wir alle diese zahllosen Modificationen und Combinationen miteinander vergleichen, so erhalten wir den Eindruck eines äusserst complicirten Correlationsverhältnisses, wo dieselbe Wirkung, dasselbe Ziel durch verschiedenes Zusammenwirken der mannigfachsten Factoren erreicht wird. Was endlich die Durchlüftungsräume anbetrifft, so sind dieselben bei so ausgesprochenen Sumpfpflanzen, wie es die Cyperaceen in ihrer Mehrzahl sind, aussergewöhnlich reich entwickelt. Wir werden sie bei Betrachtung des Assimilationsgewebes noch etwas näher verfolgen.

Ueberblicken wir endlich noch einmal das Hautsystem der Cyperaceen, so ergiebt sich uns als Gesammteindruck für eine

so zahlreiche kosmopolitische Familie eine überaus grosse Armuth charakteristischer Anpassungserscheinungen. Ich erinnere hier nur noch einmal an die spärliche Ausgliederung trichomartiger Bildungen, an den vollständigen Mangel von Wachsüberzügen, Drüsenhaaren; an das nur ganz vereinzelte Vorkommen einer mehrschichtigen Epidermis und kryptoporer Stomata. In keinem anderen Gewebesysteme kommt der hygrophile Grundcharakter der Cyperaceen so deutlich zum Ausdruck wie im Hautgewebe und Durchlüftungssystem. Selbst bei Formen, die ganz extreme Standorte bewohnen, zeigt sich in dieser Beziehung ein auffallendes Unvermögen, ich möchte beinahe sagen eine hereditäre Schwäche. Wir werden daher gewiss nicht fehl gehen, wenn wir die Cyperaceen phylogenetisch von typischen Sumpfpflanzen ableiten, was sie ja heutzutage noch in ihrer grossen Mehrzahl sind. Die xerophilen Arten sind dann als Anpassungsformen aufzufassen. Bei Betrachtung des Skeletsystems werden wir sehen, wie bei den Cyperaceen die Xerophilie hauptsächlich durch den Bau des mechanischen Systems bedingt ist.

2. Das mechanische System.

Schwendener gebührt das Verdienst, zuerst auf die Bedeutung der mechanischen Elemente aufmerksam gemacht zu haben. In seiner epochemachenden Schrift: „Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monokotylen“ (Leipzig 1874) werden wir sowohl über die Festigkeits- und Elasticitätsverhältnisse der Skeletzellen, als auch über die allgemeinen mechanischen Bauprincipien aufgeklärt. In beiden Fällen hat es sich gezeigt, dass der mechanische Aufbau der Pflanze genau nach denselben Gesetzen erfolgt, wie sie aus den Elementen der Mechanik schon lange für unsere Bauconstructionen bekannt sind. Haberlandt sagt: Vor Allem handelt es sich darum — wie bei den Constructionen der Ingenieure, pflegt Schwendener gewöhnlich noch beizufügen —, mit möglichst geringem Materialaufwande die grösstmögliche Festigkeit zu erzielen. Da nun aber von den oberirdischen Theilen der Pflanze hauptsächlich Biegungsfestigkeit erfordert wird, so fragen wir: Welche Anforderungen stellt die Mechanik an eine biegungsfeste Construction?

Die Mechanik lehrt, dass die Biegungsfestigkeit durch peripherische Anordnung der einzelnen Skeletelemente erhöht wird. Das Maass dieser Festigkeit ist gegeben durch die Summe der Produkte aus den einzelnen Querschnittsgrössen in die Quadrate der bezüglichen Abstände von der Neutralen. Dazu wäre dann noch die absolute Festigkeit des Materials in Rechnung zu bringen.

So wird dem mechanischen System oberirdischer biegungsfester Organe eine peripherische Lage angewiesen. Da das Assimilationssystem wegen seines Lichtbedürfnisses aber auch eine peripherische Tendenz besitzt, so können wir aus diesen beiden Momenten zum voraus auf manche interessante Gewebecorrelation zwischen Assimilations- und Skeletsystem schliessen.

Neben den allgemein mechanischen Anforderungen an den ganzen Pflanzenstock sind aber im Inneren der Pflanze noch mancherlei mechanische Bedürfnisse vorhanden, welche von der allgemeinen Festigkeit vollkommen unabhängig sind. So gelangen wir zum Begriff der localmechanischen Belege.

Die localmechanischen Momente sind aber von den allgemeinen Bauprincipien durchaus nicht immer scharf zu trennen. Die Anatomie der Cyperaceen, wie auch die der Gramineen, liefert uns hierfür eine Reihe lehrreicher Beispiele. Vor Allem ist hier die allmähliche, gegen das Stengelcentrum immer weiter schreitende Abnahme der sichelförmigen, mechanischen Belege an den Leitbündeln zu erwähnen. Diese Thatsache erklärt sich nicht nur durch die geringeren localmechanischen Anforderungen in der Umgebung der Neutralen — bei Wassermangel machen sich die Spannungsunterschiede ja gerade hier am ersten geltend —, sondern vielmehr dadurch, dass die peripherischen Leitbündel noch im Interesse der allgemeinen Festigkeit eine mechanische Verstärkung erhalten haben, welche ihre speciell localmechanischen Ansprüche übertrifft. Es combiniren sich also hier localmechanische Anforderungen mit den allgemeinen Bauprincipien. Aehnlich verhält es sich z. B. bei Calamagrostis segetum mit ihrem nach innen gerippten mechanischen Ring. Für die allgemeine Festigkeit wäre eine äussere Berippung entschieden vortheilhafter; es sind wiederum localmechanische

Momente, welche das ganz abnorme Auftreten eines centripetalberippten Skeletringes bedingen.

Wenden wir uns nun speciell zum Skeletsystem der Cyperaceen. Das mechanische Grundelement ist die Sklerenchymfaser, die wir in ihren morphologischen und physikalischen Eigenschaften aus den fundamentalen Arbeiten von: Schwendener[1]), Th. v. Weinzirl[2]), Fr. Haberlandt[3]), Pfeffer[4]) kennen. Diese Bastfasern werden bei Behandlung von HCl und Phloroglucin immer mehr oder weniger intensiv roth gefärbt, sind also demnach verholzt.

Von dem Baustein zum Bauplan übergehend, stossen wir auf einige allgemein verbreitete Typen. Es sind dies: das Bauprincip der subepidermalen Rippen und das System der zusammengesetzten peripherischen Träger, gegenüber welchen die subcorticalen Fibrovasalstränge sehr zurücktreten. Diese Grundformen treten uns, wenn wir von einigen wenigen Fällen absehen, beinahe überall entgegen und zwar mit einer unerschöpflichen Mannigfaltigkeit, aus der wir mit Leichtigkeit eine continuirliche Reihe von den sehr schwach gebauten, durch lockeres Grundgewebe und zahlreiche Durchlüftungsräume charakterisirten, hygrophilen Gliedern der Familie bis zu den ausgesprochensten Xerophyten zusammenstellen können.

Wenn wir nun zunächst die subepidermalen Rippen näher in's Auge fassen, so finden wir hier in der feineren Structur (Taf. XIX, Fig. 9) der einzelnen Rippe analoge Verhältnisse, wie wir sie für die allgemeine Lagerung der mechanischen Elemente soeben kennen gelernt haben. Die einzelnen Bastfasern einer subepidermalen Rippe sind nämlich nicht gleichmässig verdickt. Die Sklerenchymfasern unmittelbar unter der Epidermis

---

1) Schwendener, Mechanisches Princip im anatomischen Bau der Monokotylen, p. 9—16.

2) Th. v. Weinzirl, Beiträge zur Kenntniss der Festigkeit und Elasticität vegetabilischer Gewebe und Organe. Sitzungsberichte d. Wiener Akademie, LXXVI. Bd., I. Abth., 1877.

3) Fr. Haberlandt, Versuche über die Tragfähigkeit und Elasticität der Bastbänder gerösteter Hanfpflanzen.

4) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 17 ff.

zeigen die stärksten Verdickungen und dementsprechend auch die kleinsten Lumina. Schreiten wir nach dem Stengelcentrum vor, so nimmt die Verdickung der Faser allmählich etwas ab, das Lumen aber entsprechend zu. Zuweilen sind die innersten, an das Chlorophyllgewebe angrenzenden Bastfasern noch lebend, sie enthalten gelegentlich einzelne Chlorophyllkörner oder selbst Stärke. So fand ich in den inneren Bastfasern der subepidermalen Rippen bei Eriophorum Scheuchzeri (Hoppe) ziemlich häufig Chlorophyll. Die peripherische Tendenz der mechanischen Elemente zeigt sich hier aber auch noch in der Querschnittsform der subepidermalen Rippen selbst. Diese sind meistens konoïdal, mit der breiten Basis an die Epidermis sich anlehnend nach der Mitte keilförmig ausklingend.

Wie bereits erwähnt, sind die Epidermiszellen über den subepidermalen Rippen gegenüber den anderen Oberhautzellen auffallend klein und besitzen nur eine dünne äussere Wandung (Taf. XIX, Fig. 5).

Diese Thatsache wird gewöhnlich auf den höheren mechanischen und transpiratorischen Schutz der subepidermalen Rippen zurückgeführt, welche an den betreffenden Stellen eine typische, allen Forderungen entsprechende Epidermis überflüssig machen. Wir müssen uns aber immer sehr hüten, die Lebensverhältnisse der Pflanzen allgemeinen Schemata unterzuordnen. Die Lebensbedingungen sind in der Natur so mannigfaltig, die Gewebecorrelationen häufig so complicirt, dass wir oft anatomischen Bildern begegnen werden, die mit unserer Auffassung in vollkommenstem Gegensatz stehen und jeder Erklärung spotten, weil wir den inneren Zusammenhang nicht genügend kennen. So auch hier. Bei einigen südafrikanischen Pflanzen, wie Ficinia lateralis (Kth.) und Lipocarpha argentea (Bklr.) (Taf. XIX, Fig. 10), sind die Epidermiszellen über den subepidermalen Rippen nicht reducirt, sondern im Gegentheil auffallend stark ausgebildet. Bei ersterer Form finden wir die Epidermiszellen kuppelartig vorgewölbt, daher zwischen den subepidermalen Rippen eine starke Einbuchtung entsteht, in welcher die Stomata sitzen. Die Aussenwandungen sind stark verdickt mit wohl ausgebildeter Cuticula, die Radialwände ebenfalls ungewöhnlich stark gebaut. Lipocarpha (Taf. XIX, Fig. 10) zeichnet sich dadurch aus, dass

jeweilen nur eine einzige Epidermalzelle über den subepidermalen Rippen auf Kosten der anderen Epidermiszellen erheblich vergrössert ist, sie ragt papillenartig über die Oberfläche hervor und besitzt ebenfalls eine bedeutend verstärkte äussere Wandung. — Vereinzelt schiebt sich zwischen Epidermis und subepidermale Rippe eine einfache Schicht chlorophyllhaltiger Zellen ein, wie sie von E. Gilg für gewisse Restiaceen nachgewiesen wurde, so z. B. bei Acoridium tenellum (Nees) (Taf. XVIII, Fig. 1). Dieses Vorkommen chlorophyllhaltiger Zellen zwischen der Epidermis und den Bastrippen sei hier der Vollständigkeit halber nur erwähnt. Wir werden später an anderer Stelle darauf zurückkommen müssen.

Endlich bleibt uns noch die Abgrenzung der subepidermalen Rippen gegenüber dem umliegenden Chlorophyllgewebe zu besprechen übrig. Nur selten verlaufen die Pallisaden unmittelbar neben den Bastfasern (Ficinia Compargensis (Steud.), manche Fimbristylis spec.), meistens ist zwischen beiden Geweben eine aus sehr grosslumigen, chlorophyllosen, polygonalen Zellen bestehende Parenchymscheide ausgebildet (Taf. XIX, Fig. 4). Gelegentlich kann diese Parenchymscheide auch chlorophyllhaltig sein. Der Inhalt erscheint dann intensiv grün, ohne dass es gelingt, einzelne Chlorophyllkörner zu unterscheiden.

Die mechanischen Gegengurtungen treten als sichel- bis kappenförmige Belege am Xylem und Phloëm der Gefässbündel auf, sind jedoch, wie wir bereits gesehen haben, immer durch die Endodermis von den leitenden Elementen getrennt. Die Frage, ob wirklich mechanische Elemente im Gefässbündel der Monokotylen vorkommen, ist zu verschiedenen Malen bejaht, aber auch von anderen Autoren wieder verneint worden. Die mechanischen Grundelemente, Bast, Collenchym, zu denen wir gelegentlich auch die Steinzellen rechnen können, sind allerdings in den Leitbündeln noch nie nachgewiesen worden. Wir treffen aber in Mestombündeln oft Verstärkungen, denen nur eine mechanische Rolle zukommen kann.

Ganz abgesehen von den sehr mannigfaltigen Verdickungsleisten der Tracheen und Tracheïden, besitzen zahlreiche Cyperaceen zwischen den beiden grossen, seitlichen, überall auftretenden Gefässen ein mechanisch verstärktes Holz-

parenchym. Dasselbe besteht aus langgestreckten prismatischen Zellen mit nicht oder nur schwach keilförmig zugespitzten Enden. Sie sind verholzt, an den Radialwänden mit rundlichen Tüpfeln versehen und oft reichlich mit Stärke angefüllt. Wir haben demnach typisches, allerdings mechanisch verstärktes Holzparenchym vor uns und nicht etwa Bastzellen. Offenbar haben diese mechanischen Verstärkungen den grossen weitlumigen Gefässen einen festen Halt zu geben und dienen so gewissermassen als Sperrbalken für die zwei grossen seitlichen Gefässe.

Die mechanischen Belege des Xylems gehen bei den Cyperaceen nie continuirlich in die des Phloëms über. Ungefähr in der Mitte des Leitbündels erfolgt beim normalen, biegungsfest gebauten Stengel eine Unterbrechung. An dieser Stelle findet der Säfteaustausch zwischen dem Leitbündel und dem anstossenden Parenchymgewebe statt. Die mechanischen Belege des Phloëms sind oft stärker (Fimbristylis glomerata; Fim. triflora etc.) als am Xylem, sowohl wegen ihrer vorgeschobenen mehr peripherischen Lage, als auch wegen der grösseren Zartheit und Schutzbedürftigkeit der Siebröhren und Geleitzellen. Sind die mechanischen Belege bei xerophilen Formen sehr mächtig, der Leitbündelverlauf genähert, so verschmelzen die mechanischen Zellen der einzelnen Leitbündel miteinander und bilden einen sehr unregelmässigen „falschen Skeletring“, wie wir ihn bei Hypolytrum longifolium, Carpha und anderen Formen antreffen. Ich bezeichne diese Form des Skeletsystems als „falschen mechanischen Ring“, weil sie sich durch ihre enge genetische Beziehung zum Leitungsgewebe, sowie durch ihre schwankende Mächtigkeit scharf von dem eigentlichen mechanischen Ring unterscheidet, wie wir ihn z. B. bei den Gramineen in vollkommener Selbstständigkeit und annähernd gleichem Querschnitt sehen. Sehr selten kommt auch ein falscher Skeletring durch Verschmelzung der Gegengurtungen am Xylem zu Stande. Neben diesen extremen Formen finden wir bei den in Sümpfen und stehenden Gewässern wohnenden Vertretern der Familie eine starke Reduction der mechanischen Elemente an den Leitbündeln. Ja hin und wieder unterbleibt die Ausbildung der Gegengurtungen vollkommen, so dass wir reine Mestombündel vor uns haben, wie z. B. bei Ficinia lateralis (Kth.).

Verschiedene Gattungen, wie Fuirena, Kyllingia, Fimbristylis, Heleocharis, Ascolepis etc. zeichnen sich vorherrschend durch zart gebaute Formen aus, während Carpha, Acoridium, Hypolytrum, einige Eriophorum (Taf. XVIII, Fig. 3), mehr xerophile Structur besitzen. Diese beiden extremen Typen werden durch mannigfache Uebergänge verbunden, denen wir jetzt noch einige Aufmerksamkeit zuwenden wollen. Es lassen sich leicht neun Gruppen, von denen jede folgende eine höhere Stufe mechanischer Leistungsfähigkeit repräsentirt, aufstellen. Wir beginnen mit den hygrophilen Gliedern der Familie.

1. Gruppe. Skeletsystem nur als mechanische Belege an den Leitbündeln. Keine selbstständigen subepidermalen Rippen. Von diesem Typus sind mir nur zwei Beispiele bekannt, Dichromena nervosa (Vahl) (Taf. XVIII, Fig. 4) und Dulichium spathaceum (Pers.). Bei Dichromena folgt auf die einschichtige Epidermis ein breiter Chlorophyllring, an welchen sich wenige, meist nur 7—9 Gefässbündel anlehnen, welche zum Theil auch im Assimilationsgewebe eingebettet sind. Eigentliche subepidermale Rippen fehlen also. Das mechanische System ist auf die Phloëmbelege der Gefässbündel beschränkt. Verlaufen die Leitbündel mehr peripherisch, so ist es wohl möglich, dass an einzelnen Stellen scheinbar subepidermale Rippen zu Stande kommen. Wir haben also hier eine auffallend schwache, durch die centrale Tendenz der mechanischen Elemente vielfach an Wurzelstructur oder Rhizome erinnernde Form vor uns.

Das mächtig ausgebildete Assimilationsgewebe lehrt uns aber, dass wir es in diesem Falle unzweifelhaft mit einem oberirdischen Organe zu thun haben. Schnitte durch Stolonen und liegende Stengel unserer einheimischen Gewächse haben meine Ansicht bestätigt und gezeigt, dass eine gewisse Analogie mit vorliegendem Falle nicht zu verkennen ist. Die grösste Verwandtschaft zeigten Pflanzen mit kriechendem, zwischen anderen Gewächsen rankendem Stengel, wobei die Uebereinstimmung allerdings nicht vollkommen war, da mir hauptsächlich nur Dikotyledonen zur Vergleichung vorlagen. Bei Dulichium macht sich schon eine Annäherung an Gruppe 2 und 3 geltend. Unmittelbar unter der Epidermis verlaufen in kleinen Abständen Gefässbündel,

welche von kleinen mechanischen Belegen begleitet sind. Selbstständig ausgebildete mechanische Elemente fehlen also auch hier vollkommen.

2. *Gruppe.* Abgeplattete, ziemlich weit von einander abstehende subepidermale Rippen. Beispiele sind: Kyllingia aurata (Nees), K. alba (Nees), K. monocephala (L.), Cyperus articularis (L.), Fuirena repens und Ficinia lateralis (Kth.). Bei zahlreichen Fimbristylis spec. besteht das ganze Skeletsystem nur aus subepidermalen Rippen. In dieser Gruppe machen sich namhafte Unterschiede im gegenseitigen Abstand der einzelnen Rippen geltend. Bei den einen Arten beträgt derselbe das vier- bis fünffache des Durchmessers der einzelnen Rippe, bei anderen sind Querschnitt und Abstand annähernd gleich gross. Grosser Wechsel herrscht ferner in der Ausbildung der Gegengurtungen, Formen mit reinen Mestombündeln und solche mit verhältnissmässig starken mechanischen Belegen an Phloëm und Xylem bilden die beiden Extreme. Bei dieser Gruppe, wie auch der nächstfolgenden begegnen wir immer wieder einer architektonischen Eigenthümlichkeit, über deren Bedeutung wir nicht ganz im Klaren sind: es ist die gleichmässige Vertheilung der subepidermalen Rippen an der ganzen Peripherie. Die allgemeinen Bauprincipien verlangen, wie wir gesehen haben, nur eine peripherische Lagerung der mechanischen Elemente biegungsfester Organe, an die Vertheilung derselben stellen sie keine bestimmten Anforderungen.

Unter solchen Umständen sollte man nun z. B. erwarten, dass sich die mechanischen Elemente zu zwei compacten, gegenüberliegenden peripherischen Säulen vereinigten. Das Assimilationsgewebe würde dadurch nicht so sehr zertheilt, die einheitliche Function derselben gefördert, Differenzen im Wassergehalt leichter ausgeglichen, und die mechanische Widerstandsfähigkeit einer solchen compacten Masse wäre entschieden grösser, als die einer einzelnen Rippe. Ich glaube darum, diese gleichmässige Vertheilung der widerstandsfähigen Elemente hat hauptsächlich den Zweck, allfällige Spannungsdifferenzen leichter auszugleichen und ein Collabiren des zarteren Assimilations- und Grundgewebes zu verhindern. Wir können daher sagen: die peripherische Lagerung

der mechanischen Elemente erfolgt im Interesse der allgemeinen Bauprincipien, ihre specielle Vertheilung und Anordnung aber wird hauptsächlich durch localmechanische Bedürfnisse bedingt. Formen mit genähertem Verlauf der abgeplatteten Rippen und verhältnissmässig starken Gegengurtungen führen nun zur dritten Gruppe über.

3. Gruppe. Subepidermale Rippen keilförmig, mehr oder weniger centripetal verlängert, jedoch die Gefässbündel nicht erreichend. Z. B. Cyperus bruneovaginatus (Bklr.), Eriophorum microstachyum (Bklr.), Fimbristylis castanea (Vahl) und Fim. triflorus (Kth.) sind wohl die am stärksten gebauten Arten ihrer Gattung wie auch der ganzen Gruppe, da die einzelnen subepidermalen Rippen nicht nur sehr mächtig sind, sondern sich beinahe gegenseitig berühren.

4. Gruppe. Subepidermale Rippen keilförmig, in directer Verbindung mit den peripherischen Leitbündeln. Z. B. Erioph. angustifolium (Rottb.), Fuirena squarrosa (Mich.), F. umbellata (Rottb.); oft bei Ficinia bulbosa (Nees), Fimbristylis sericea (Brown). Auch in dieser Gruppe, wie bei den nächstfolgenden machen sich namhafte Unterschiede in der Mächtigkeit der Gegengurtungen, in dem Abstand der einzelnen Rippen und in dem Auftreten secundärer mechanischer Elemente geltend.

Diese einzelnen Gruppen sind daher nicht so aufzufassen, als ob jeder einzelne Vertreter einer Gruppe stärker gebaut sei als die der vorhergehenden Gruppen. In der Aufeinanderfolge der Gruppen kommt allerdings eine mechanische Verstärkung zum Ausdruck, dieselbe lässt aber die secundär mechanischen Momente, den Bau der Gegengurtungen, die specielle Anordnung der Rippen etc. unberücksichtigt. Diese können jedoch in ihren Combinationen den relativen Werth des Eintheilungsprincipes bedeutend modificiren.

5. Gruppe. Zwischen je zwei grösseren bis zum Gefässbündel vordringenden Rippen, verläuft noch je eine kleinere Zwischenrippe, wie bei Eriophorum Chamissonis (C. A. Meyer) aus dem Altai.

6. Gruppe. Die subepidermalen Rippen gehen direct in die Gurtungen der Gefässbündel über; so dass die peripherischen Leitbündel ganz von mechanischen Elementen eingeschlossen sind. Es sind meist schon sehr stark gebaute Formen, wie Cyperus diffusus (Vahl), Carpha paniculata (Ph.) lehren.

7. Gruppe. Keilförmige, subepidermale Rippen und Bildung eines falschen mechanischen Ringes durch Verschmelzen der Gegengurtungen. Beispiele sind: Cyperus Luzulae (Rottb.), Eriophorum Virgineum (L.), Psilocarya, Ficinia Compargensis (Steud.), Carpha alpina (R. Br.), zahlreiche Hypolytrum spec., z. B. H. fuscum (Nees). Es sind typische Xerophyten, welche den extremsten Lebensbedingungen angepasst, vorherrschend das Capland, Australien und das Innere von Brasilien bewohnen. Mit ihnen erreichen wir die höchste Stufe mechanischer Ausbildung bei den Cyperaceen. Nur zwei Arten gehen noch einen Schritt weiter. Es sind die beiden einzigen Vertreter der

8. Gruppe. Das mechanische System tritt als ein geschlossener Hohlcylinder auf. Eriophorum filamentosum (Bklr.) (Taf. XVIII, Fig. 3) von der Halbinsel Malacca ist eine sehr abweichende Form. Alle Gewebearten sind mechanisch verstärkt und in concentrischen Kreisen angeordnet. Die zweischichtige kleinzellige Epidermis ist sehr dickwandig, eine grosse Zahl der peripherischen Zellen papillenartig ausgezogen oder zu grösseren einzelligen Trichomen ausgewachsen. Der Chlorophyllring nur 2—3schichtig, die einzelnen Zellen abgerundet oder polyëdrisch, für chlorophyllhaltige Zellen auffallend stark verdickt. Der nun folgende mechanische Ring zeigt eine aussergewöhnliche Mächtigkeit. Die central gelegenen Gefässbündel entbehren einen das Xylem durchziehenden Hohlkanal. Das Holzparenchym ist stark verdickt, die seitlichen Gefässe kleiner und die mechanischen Belege gut ausgebildet. Selbst die Wandungen des centralen Grundgewebes sind stark verdickt. So nehmen denn alle Gewebe am mechanischen Aufbau mehr oder weniger Antheil. Mit dem Auftreten des mechanischen Ringes macht sich die noch grössere peripherische Tendenz des Assimilationsgewebes geltend,

dasselbe rückt als geschlossener Chlorophyllring unmittelbar unter die Epidermis, indessen der Skeletring erst in zweiter Linie folgt, was er aber an peripherischer Lagerung eingebüsst, wird durch grössere Mächtigkeit ersetzt. Dieser Wettstreit zwischen Chlorophyllgewebe und Skeletsystem kommt aber hier auch noch in der Form der assimilirenden Zellen zum Ausdruck. Das Assimilationsgewebe hat seine peripherische Lagerung nur auf Kosten seiner Zellform behaupten können. Das Querschnittsbild macht geradezu den Eindruck, als werde das Assimilationsgewebe von dem nach Aussen strebenden Skeletring gegen die Epidermis gedrückt. — Die zweite Form mit Skeletring zeigt ganz andere Verhältnisse. Hatten wir es bei Eriophorum filamentosum (Bklr.) entschieden mit einem oberirdischen, biegungsfesten Stengel zu thun, so finden wir bei Ficinia ramosissima (Brown) vom Cap der guten Hoffnung manche Anklänge an Rhizomconstructionen. Hiermit stimmt denn auch die kurze Notiz im II. Bd. von C. S. Kunth „Enumeratio plantarum omnium“ 1837 gut überein. Als Standortsangabe dieser Pflanze lesen wir hier nur „in rupestribus“. Von eigentlichen Epidermiszellen ist am ausgewachsenen Stengel keine Spur mehr zu finden, auch das Chlorophyllgewebe fehlt vollkommen. An der Peripherie sehen wir einen mehrschichtigen braunen Ring stark verdickten, langgestreckten Parenchyms. An diesen Ring schliessen sich die typischen mechanischen Zellen an, welche einen geschlossenen Hohlcylinder bilden und auch noch zwischen die perixylematischen Leitbündel vordringen. Das centrale Grundgewebe besteht endlich aus dickwandigen, stärkeführenden, etwas gestreckten Parenchymzellen. Der Stengel zeigt somit neben seiner Rhizomnatur in seinen Lagerungsverhältnissen, wie in dem Bau der einzelnen Gewebe stark ausgeprägte xerophile Anpassungsmerkmale und weicht dadurch stark von den übrigen Ficinia spec. ab.

9. Gruppe. Localisirte Ausbildung des Skeletsystems. Die mechanischen Elemente sind nicht mehr, wie bei den vorhergehenden Gruppen, über die ganze Peripherie annähernd gleichmässig vertheilt, sondern an bestimmten Stellen concentrirt. Diese localisirte Ausbildung des Skeletsystems steht im engsten

Zusammenhang mit der Querschnittsform des Stengels. Sobald die Achse nicht mehr annähernd rund, sondern eckig oder kantig ist, wird die Distanz zwischen den peripherischen Punkten und der Neutralen eine variable. Damit ist die Bevorzugung einzelner hervorragender Stengelpartien durch das mechanische System gegeben. Die dazwischen liegenden Theile besitzen dagegen keine oder nur sehr reducirte subepidermale Rippen. Eine solche Concentration der mechanischen Elemente können wir schon am ovalen Stengel bei Heleocharis Balansaeana (Bklr.) und an Hel. sulcata (Nees) beobachten. An den beiden etwas vorgezogenen Enden verlaufen die subepidermalen Rippen viel gedrängter, sie verschmelzen theilweise miteinander und bekunden so eine deutliche Tendenz zur Bildung zweier mächtiger mechanischer Sicheln. Beim dreikantigen Stengel, wie wir ihn bei Heleocharis fistulosa (Nees), Pentastichia flavida (Nees) und Fuirena coerulescens (Steud.) antreffen, ist der Gegensatz noch ausgesprochener, die mechanischen Elemente treten an den Kanten als drei mächtige Säulen auf, indessen die subepidermalen Rippen auf den Seitenflächen meist ganz verschwunden oder doch so schwach sind, dass sie für die allgemeine Festigkeit nur von ganz untergeordneter Bedeutung sein können. Noch ausgeprägter wird diese Concentration am vierkantigen Stengel, welcher oft flügelartig ausgezogen ist, so bei Heleocharis quadrangulata (Brown). Die Leitbündel der vier Kanten tragen mächtige Gegengurtungen, indessen die anderen Bündel meist reine Mestombündel sind. Einen ganz eigenthümlichen K-förmigen Querschnitt mit Concentration der mechanischen Elemente an den vier vorspringenden Punkten zeigt: Fimbristylis miliacea (Vahl). Der Querschnitt des Stengels einzelner Cyperaceen ist sogar 5- (Ficinia silvatica) (Kth.), ja selbst 6—7strahlig (Hemichlaena angustifolia) (Schrad.).

Unter dem reichhaltigen Material des königlichen Herbariums in Berlin fand ich auch eine Cyperacee von Manilla, Acoridium tenellum (Nees) (Taf. XVIII, Fig. 1), welche schon ihrer interessanten morphologischen Verhältnisse wegen unsere volle Aufmerksamkeit verdient. Ich konnte diese Art in keinem der mir zugänglichen Werke verzeichnet finden, vielleicht ist sie jetzt unter anderem Namen in einer anderen Familie eingeordnet.

Taf. XVIII, Fig. 1 zeigt uns einen Querschnitt durch diese interessante Pflanze. Der sehr dünne Stengel ist mit einem mächtig entwickelten Blatt einseitig verwachsen, so dass das Blatt den rudimentären Stengel scheidenartig umgiebt. Der Stengel wird beinahe vollkommen vom Blatt eingeschlossen, nur der der Verwachsungsstelle gegenüberstehende Theil ragt frei vor. Ein an dieser Stelle oft auftretendes, braunes Gebilde bin ich geneigt als ein zweites gegenständiges, frühzeitig abgestorbenes Blatt anzusehen. Jedenfalls sind diese allgemeinen Verhältnisse allein schon von hervorragendem Interesse; entwickelungsgeschichtliche Studien müssen hier interessante Thatsachen zu Tage fördern. Der centrale Stengel besteht nur aus Bastzellen, dem Leitungssystem und der stark verdickten Epidermis. Das Grundgewebe dagegen fehlt vollkommen, und die assimilatorische Thätigkeit ist auf wenige dickwandige chlorophyllhaltige Zellen (Taf. XVIII, Fig. 2) am freien Ende des Stengels beschränkt. Wir werden kaum fehl gehen, wenn wir dieselben als letzte Ueberbleibsel des im Verlauf der phylogenetischen Entwickelung allmählich vollkommen reducirten Assimilationsgewebes ansehen. Die vier Gefässbündel, wovon die zwei seitlichen bedeutend grösser, zeichnen sich durch ihr ungewöhnlich stark entwickeltes Phloëm (Taf. XVIII, Fig. 1) aus. Das spärliche Chlorophyll des Stengels kann für die Assimilation gar nicht in Betracht kommen, zudem sind diese chlorophyllhaltigen Zellen vom Leitungsgewebe durch eine mehrschichtige Lage mechanischer Zellen getrennt. Die plastischen Baustoffe des Stengels können daher nur aus dem Blatt stammen und müssen zuerst nach dem Rhizom wandern, um von hier nach dem Blüthenstand gelangen zu können. Ganz besonderes Interesse verdient die Verwachsungsstelle von Blatt und Stengel, wie sie uns Taf. XVIII, Fig. 2 sehr stark vergrössert zeigt. Beide Epidermen vereinigen sich hier in einer Länge von 7—10 Zellen. Es tritt also keine einheitliche Epidermis auf, sondern deren zwei, welche sich continuirlich in die Epidermis des Stengels resp. des Blattes verfolgen lassen. Bei scharfer Einstellung lassen sich sogar noch einzelne Trennungsspalten (Taf. XVIII, Fig. 2) constatiren. An dieser Verwachsungsstelle sind ferner noch einige sehr kleinlumige Zellen mit einzelnen Chlorophyllkörnern von Bedeutung,

sie liegen unmittelbar unter der Epidermis des Stengels und sind ebenfalls noch als ein weiterer spärlicher Rest des reducirten Assimilationsgewebes aufzufassen. Das Blatt besitzt an seiner Innenseite, welche morphologisch der Oberseite entspricht, ein sehr reich entwickeltes, dünnwandiges Wassergewebe. Da Blatt und Stengel ein einheitliches Gebilde darstellen, so übernimmt die Aussenseite (Unterseite) des Blattes, als der von der neutralen Linie am meisten entfernte Theil, hauptsächlich mechanische Function. 10—14 subepidermale Rippen, welche je nach ihrer Grösse 1 -3 Gefässbündel einschliessen, sorgen für die Biegungsfestigkeit des ganzen Sprosses. Auch die äussere Epidermis des Blattes zeigt in der sehr stark verdickten Aussenwand, der mächtigen Cuticula xerophile Merkmale. In den Ausbuchtungen der Epidermis haben wir endlich die spärlichen Stomata in trichterförmigen Vertiefungen eingesenkt zu suchen. Der noch übrige Raum zwischen Epidermis, subepidermalen Rippen und Wassergewebe erfüllt das Assimilationssystem. Auf S. 24 haben wir ferner bereits erwähnt, dass sich zwischen Epidermis und subepidermale Rippen eine einzellige Schicht chlorophyllhaltiger Zellen einschiebt. Acoridium tenellum (Nees) zeigt also nicht nur morphologisch und anatomisch sehr aberrante Verhältnisse, sondern ist auch noch ein ausgesprochener Xerophyt. Auf zwei Punkte von allgemeinerem Interesse möchte ich jedoch noch aufmerksam machen. Der eine betrifft die ausserordentliche Entwickelung des Phloëms in den Gefässbündeln des Stengels. Ich habe bereits angedeutet, dass der Stengel wie bei Heleocharis direct in den terminalen Blüthenstand ausläuft. Beide Genera entbehren stengelständiger Blätter, ja sogar die Involukralhülle fehlt entweder vollkommen oder ist doch nur rudimentär. In beiden Fällen sehen wir eine schwächere Ausbildung des Xylems gegenüber dem Phloëm. Aus mannigfachen Vergleichungen glaube ich sogar schliessen zu können, dass die Verstärkung des Phloëms Hand in Hand geht mit der Reduction der Blattorgane am Stengel; ein Resultat, dass uns nicht sehr verwundert. Es ist ja allgemein bekannt, dass die Blätter als Hauptsitz der Assimilation sehr Wasser bedürftig sind. Durch eintretenden Wassermangel im Chlorophyllgewebe würde aber die ganze Lebensthätigkeit der Pflanze in Frage gestellt. Um

Wassermangel zu verhüten sind daher im Blatt nicht nur Wasser speichernde Gewebe ausgebildet, sondern neben ihnen spielt auch noch die Wasserleitung, welche hauptsächlich durch die Tracheen und Tracheïden des Xylems erfolgt, eine hervorragende Rolle. An blattlosen Stengeln ist ein so intensives Bedürfniss nach Wasser nicht vorhanden. Das Xylem tritt dem entsprechend zurück, im gleichen Grade aber wird das Phloëm verstärkt, da die in den Samen aufzuspeichernden Reservestoffe hauptsächlich Proteïne sind, welche nur durch die Siebröhren in die Blüthenregion gelangen können.

Auch die Vertheilung der mechanischen Elemente verdient noch einige Beachtung. Wir haben bereits gesehen, dass die peripherischen Theile des Blattes im Interesse des ganzen Sprosses biegungsfest gebaut sind. Wir fragen uns nun: Welche Bedeutung kommt denn dem sehr entwikelten centralen Skeletsystem des Stengels zu? Meines Erachtens kommen hier hauptsächlich zwei Fälle in Betracht. Entweder ist dieses centrale Skeletsystem einfach eine Reminiscenz früherer Verhältnisse und daher von untergeordneter Bedeutung; vielleicht aber deutet uns diese centrale mechanische Verstärkung auch an, dass dieses Gebilde nicht nur biegungsfest, sondern auch in hohem Maasse zugfest gebaut ist. Um diese Frage beantworten zu können, bedarf es vorerst einer genaueren Kenntniss der biologischen Verhältnisse, unter denen die Pflanze vegetirt und sorgfältiger embryologischer Studien.

Wir haben bereits gesehen, dass den Gegengurtungen, neben ihrer allgemeinen mechanischen Function, auch noch eine localmechanische Bedeutung zukommt. Solche secundär-mechanische Einrichtungen sind bei den Cyperaceen sehr verbreitet. Von den mechanischen Verstärkungen der Epidermis und der Endodermis sehen wir hier natürlich ganz ab. Nur ganz vereinzelt z. B. bei Ficinia radiata (Kth.) und Heleocharis cellulosa (Forrey) wird das zarte Chlorophyllgewebe von einzelnen Baststrängen durchsetzt. Häufiger durchziehen dagegen die Bastfasern, zu ansehnlichen Strängen vereinigt, das centrale Grundgewebe. Diese Centralstränge sind ganz besonders für zahlreiche Fimbristylis spec. charakteristisch. Auch das Grundgewebe selbst scheint durch seine stark verdickten Wandungen, Fim-

bristylis pauperata (Böklr.) und Fimbristylis asperrima (Bklr.), gelegentlich mechanische Nebenfunctionen zu übernehmen.

Die vergleichende Anatomie der Cyperaceen bietet uns in der Verbindung xerophiler und hygrophiler Merkmale häufig auch schwer zu entziffernde Gegensätze. Auffallend ist z. B. bei Fimbristylis sericea (Brown) der Contrast zwischen dem stark gebauten Stengel und der zarten Blattstructur. Dieser Widerspruch wird wahrscheinlich dadurch bedingt, dass das Blatt vor Eintritt der trockenen Jahreszeit bereits abstirbt, indessen der Stengel bis zur Fruchtreife noch fortvegetirt. Macht sich hier der Contrast bereits innerhalb derselben Pflanze, aber auf zwei Organe vertheilt geltend, so kommt er bei Fimbristylis leucostachya (Ret. S.) schon im Bau des Stengels selbst zum Ausdruck. Die starken sehr genäherten subepidermalen Rippen mit ihren kräftigen Gegengurtungen an den peripherischen Leitbündeln contrastiren stark mit der Zartwandigkeit und dem lockeren Bau der übrigen Gewebe. Der mächtige centrale Hohlkanal, die Mestombündel im mittleren Theil des Stengels, der nie fehlende Hohlkanal im Xylem der Gefässbündel, die Dünnwandigkeit des Grundgewebes sind alles Merkmale, welche an eine lacustre, an Feuchtigkeit reiche Lebensweise erinnern. Die Pflanze stammt aus dem Orinocogebiet und wird hier wahrscheinlich Sümpfe bewohnen, welche von Zeit zu Zeit theilweise austrocknen, wodurch eine Verstärkung des mechanischen Systems veranlasst sein könnte. Ueberhaupt finden solche Gegensätze in den Structurverhältnissen voraussichtlich immer in den jeweiligen Lebensbedingungen der betreffenden Pflanzen ihre natürliche Erklärung. Da wir aber die Biologie der meisten tropischen Gewächse nur sehr oberflächlich kennen, so lassen sich diese, scheinbar widersprechenden Verhältnisse vorläufig nur durch Analogieschlüsse — welche natürlich keinen Anspruch auf absolute Richtigkeit besitzen — einigermassen verständlich machen.

Es bleiben uns endlich noch einige abweichende Fälle zu besprechen übrig. Schon in Acoridium tenellum (Bklr.) und Ficinia ramosissima (Brown) haben wir zwei Cyperaceen kennen gelernt, bei welchen neben Biegungsfestigkeit wahrscheinlich auch noch Zugfestigkeit in Betracht kommt. Dementsprechend zeigt der anatomische Bau auch namhafte Analogien mit zugfest

gebauten Rhizomen. Mehrere andere Cyperaceen schliessen sich nun diesen Formen an. Ficinia silvatica (Kth.), eine Waldpflanze des Caplands, fällt ganz besonders durch die mechanische Verstärkung und die durchaus centrale Lage der Leitbündel auf. Das eigentliche Skeletsystem ist auf fünf schwache subepidermale Rippen beschränkt. So deutet die allgemeine Gewebelagerung auch hier darauf hin, dass die Lebensbedingungen dieser Pflanze weniger Biegungsfestigkeit als Zugfestigkeit erfordern. So viel können wir jedenfalls aus dem anatomischen Bau ersehen, dass wir es hier mit einer eigenthümlichen Form zu thun haben, welche auf abweichende Lebensverhältnisse hinweist. Eine ähnliche Tendenz der Gefässbündel und damit auch der Bastfasern, im Stengelcentrum zu verlaufen, beobachten wir bei Cyperaceen noch hin und wieder. Im Anschluss an Ficinia silvatica (Kth.) sei nur noch Cyperus junciformis (Desf.), C. pannonicus (Jacq.) und Carpha alpina (Nees) erwähnt. Hemichlaena capillifolia (Schrad.) geht noch einen Schritt weiter. Die centralen Gefässbündel werden von einer gemeinsamen Endodermis umschlossen, indessen das Chlorophyllgewebe nur noch in Spuren vorhanden ist. So sehr auch dieser centrale Fibrovasalstrang auf Zugfestigkeit berechnet ist, so deuten die 4—7 noch vorhandenen subepidermalen Rippen doch darauf hin, dass der Stengel nebenbei noch den Gesetzen der Biegungsfestigkeit zu entsprechen hat. Die centrale Lage der Gefässbündel, ihre perixylematische Structur und die centrale Concentration der mechanischen Elemente zeigen uns wieder eine ausgesprochene Annäherung an Rhizombildungen. Der ganze Bau würde vielleicht am besten einem rankenden Stengel entsprechen, indem durch das Anziehen der Ranken die Zugfestigkeit, durch das freie Schweben der Stengelstücke zwischen den Festigkeitspunkten aber in zweiter Linie auch noch die Biegungsfestigkeit in Betracht kommen. Aehnliche Verhältnisse finden wir wieder bei Ficinia radiata (Kth.), die zahlreichen subepidermalen Rippen und die starken, zum grossen Theil miteinander verwachsenen Gegengurtungen der peripherischen Leitbündel entsprechen dem Gesetz der Biegungsfestigkeit, andererseits sind aber auch die innersten Leitbündel mit aussergewöhnlich starken Gegengurtungen versehen, welche unmöglich nur localmechanischer Natur sein

können. Endlich möge noch Fimbristylis asperrima (Bklr.) erwähnt werden, eine Pflanze, die insofern ganz abnorme Verhältnisse zeigt, als alle peripherischen Theile von auffallend zarter Structur sind und demnach entschieden auf eine ausgesprochene Sumpfpflanze hindeuten. In vollkommenem Widerspruch steht dazu der starke Bau des centralen Grundgewebes. In seinen peripherischen Theilen sind die Zellwände noch zart, die Membranen der mehr centralen Zellen dagegen ungemein stark verdickt.

3. Assimilations- und Leitungssystem.

Da Assimilations- und Leitungssystem bei vielen Scirpoideen in einem so engen Verhältniss zu einander stehen, dass eine getrennte Betrachtung kaum durchführbar wäre, so wird es angezeigt sein, diese zwei auch sonst so eng miteinander verbundenen Gewebesysteme gleichzeitig zu behandeln. Haberlandt war es, der, wie bereits schon erwähnt, zuerst bei einigen Cyperaceen auf das eigenthümliche Auftreten einer einzelligen Chlorophyllschicht innerhalb der Schutzscheide aufmerksam machte (Taf. XIX, Fig. 8). Da mit dem Auftreten dieser subendodermalen Chlorophylllage immer ein Fehlen der bei sämmtlichen Cyperaceen sonst stets stark ausgeprägten äusseren Parenchymscheide Hand in Hand geht, so führe ich für sie die Bezeichnung „innere Parenchymscheide“ oder, da sie stets chlorophyllführend ist, „Chlorophyllscheide“ ein. Diese innere Parenchymscheide steht nun zu dem specifischen Assimilationssystem in einem mehr oder weniger ausgeprägten engeren Verhältniss, indem bei den Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide die Pallisaden stets radial um die betreffenden Leitbündel gestellt sind (Taf. XIX, Fig. 1). Bei allen übrigen Scirpoideen, von denen ich beispielsweise Cyperus alternifolius (L.), C. textilis (Thumb.), C. Luzulae (Rottb.), ferner die Gattungen Eriophorum, Ficinia und Carpha erwähne, ist eine so frappante Beziehung zwischen Parenchymscheide und Pallisadengewebe nicht zu beobachten.

Die allgemeine Gewebeanordnung gewährt hier ein ganz anderes Bild (Taf. XIX, Fig. 2). Unter der Epidermis und den subepidermalen Rippen finden wir einen geschlossenen, mehr

oder weniger mächtigen Assimilationsring, dessen Zellelemente zur Oberfläche des Organs rechtwinkelig angeordnet sind; die Gefässbündel verlaufen im centralen Grundparenchym oder wenn auch einzelne das Chlorophyllgewebe durchziehen, so bleiben die angrenzenden Pallisaden doch ihrer allgemeinen Orientirung treu. Ganz anders bei Cyperus Papyrus (L.), C. Jacquini, C. capitatus und den Gattungen Kyllingia, Ascolepis, Fimbristylis u. s. w. Hier beobachten wir so viele gesonderte Assimilationscentren, als peripherische Leitbündel vorhanden sind. Jedes Gefässbündel besitzt demnach drei deutliche Scheiden: zuerst die innere chlorophyllhaltige Parenchymscheide, dann die mehr oder weniger stark verdickte, kleinlumige Schutzscheide und endlich den Pallisadenring mit seinen zum Leitbündel radial angeordneten Zellelementen. Also in beiden Fällen eine radiale Anordnung der assimilirenden Zellen, entweder radial in Bezug auf den Stengelquerschnitt — dann besitzen aber die Leitbündel stets eine äussere chlorophylllose Parenchymscheide —, oder radial in Bezug auf die einzelnen Leitbündel, diese aber mit innerer chlorophyllhaltiger Parenchymscheide. — Es ist jedoch zu betonen, dass neben der strahligen Anordnung der Assimilationszellen, welche allerdings bei den Cyperaceen beinahe immer auftritt, gelegentlich auch noch andere Orientirungen vorkommen können, dieselben beziehen sich jedoch vorwiegend auf die Blattanatomie und werden deshalb später zur Sprache kommen.

Was nun das Auftreten der inneren Parenchymscheide betrifft, so haben unsere, sich auf ca. 300 Scirpoideen erstreckenden Untersuchungen eine bei dieser Pflanzenfamilie ungeahnte Verbreitung feststellen können. Von höchstem Interesse ist die Thatsache, dass mit Ausnahme der artenreichen Gattungen Cyperus, Heleocharis und Scirpus sämmtliche Arten innerhalb jeder einzelnen Gattung entweder im Besitz der inneren Parenchymscheide sind oder dieselbe in allen ihren Vertretern durchgehends vollkommen entbehren. Lipocarpha, Hemicarpha, Ascolepis, Kyllingia, Fimbristylis sind Gattungen, deren sämmtliche Vertreter eine wohl entwickelte Chlorophyllscheide zeigen. Hypolytrum, Ficinia, Eriophorum, Fuirena, Scirpus nebst den kleinen, zum Theil monotypischen Genera Dichromena, Psilocarya,

Carpha, Dulichium, Hemichlaena, Androtrichum und Acoridium sind jenen gegenüberzustellen, indem sie alle der inneren Parenchymscheide entbehren, dafür aber die äussere Parenchymscheide besitzen. Diese Aufzählung scheint nun allerdings sehr zu Gunsten der Formen mit äusserer Parenchymscheide auszufallen; dem ist aber in Wirklichkeit nicht so. Wenn wir statt der Gattungen, die Artenzahl der Vertreter jeder Gruppe miteinander vergleichen, so kommen wir annähernd zu dem Verhältniss 4 : 5, das heisst auf neun Formen kommen durchschnittlich vier mit innerer und fünf mit äusserer Parenchymscheide. Das Vorkommen der inneren Parenchymscheide mag sich daher beinahe auf die Hälfte aller Scirpoideen erstrecken und somit etwa 400 Arten umfassen.

Es muss auffallen, dass ein so tiefgreifender Unterschied in der Gewebeanordnung bisher nahezu unberücksichtigt geblieben ist. Diese Thatsache mag einerseits dadurch begründet sein, dass die Cyperaceen in scharfem Gegensatz zu den Gramineen bisher in jeder Beziehung nur ungenügend bearbeitet worden sind, andererseits haben die wenigen Autoren, welche auf diesem Gebiete thätig waren, meist sehr eng umgrenzte Themata gewählt. Duval-Jouve hat in den „Mémoires de l'academie de Montpellier“ zu wiederholten Malen Untersuchungen über die Cyperaceen publicirt. In seiner Abhandlung: „Etudes histotaxiques des Cyperus de France“ ist er bestrebt, für die Cyperus-Arten von Frankreich auf Grund anatomischer Merkmale eine analytische Tabelle aufzustellen. Wir lesen, gewissermassen als kurzer Abriss der ganzen Abhandlung, an deren Spitze: „Un centimètre d'une partie quelconque, racine, rhizome, chaume, feuilles, suffit pour déterminer un Cyperus.“ Aus dem Text, sowie aus den beigelegten sorgfältig ausgeführten Tafeln (Tome VIII, planches XXI u. XXII) ersehen wir, dass sich obigem Autor die beiden beschriebenen Typen auch für die französischen Vertreter der Gattung Cyperus aufgedrängt haben. Auf diesen Tafeln erkennen wir bereits die radiale Anordnung der Assimilationselemente um die Gefässbündel für Cyperus globosus, C. longus, C. serotinus etc., auch die Ausbildung von zweierlei Gefässbündeln – die wir demnächst einlässlich besprechen werden – ist angegeben; die innere Parenchymscheide aber konnte ich weder

im Text, noch unter den Abbildungen auffinden, und doch ist dieselbe ganz entschieden das bedeutendste histologische Element. Ich stehe nicht an, ihr Auftreten geradezu als bestimmendes Moment sowohl für die abweichende Anordnung der Pallisaden, als auch für die Ausbildung von zweierlei Gefässbündeln hinzustellen. Jedenfalls steht ein enger Zusammenhang zwischen diesen drei Momenten ausser jedem Zweifel. Doch später hierüber Weiteres. Nebenbei sei noch bemerkt, dass auf Taf. XXI, Fig. 8 die acht grünen, mit *f* bezeichneten Zellen ausserhalb der Schutzscheide liegen und daher den eigentlichen Pallisaden entsprechen, daneben ist aber in dieser Figur zwischen Endodermis und Phloëm eine deutlich differenzirte, jedoch nicht grün gefärbte Zellschicht eingezeichnet, dieselbe würde der inneren Parenchymscheide entsprechen. Aus den Abhandlungen von Duval-Jouve entnehme ich aber, dass, dem allgemeinen Bau entsprechend, die innere Parenchymscheide nicht auf die Scirpoideen beschränkt ist, sondern auch noch bei einigen typischen Carices, wie z. B. bei Galilea mucronata[1]), wiederkehrt. Auf Verbreitung und Rolle der inneren Parenchymscheide bei den Caricoideen kann ich in dieser Arbeit jedoch unmöglich eingehen.

Anfangs lag die Vermuthung nahe, dass eine so ausgesprochene, sonst in keiner anderen Pflanzenfamilie wiederkehrende anatomische Differenzirung nur eine beschränkte Verbreitung besitzen könne, dass sie als das Resultat eines mächtigen Endemismus, eines selbstständigen Schöpfungsheerdes aufzufassen sei. Als aber die Zahl der Formen mit innerer Parenchymscheide sich mehr und mehr häufte, als bald Formen aus Centralafrika [Kyllingia squamulata (Vahl)]; aus Indien [Kyllingia brevifolia (Rottb.)] oder wieder aus dem südlichsten Afrika [K. alba (Nees)]; als ferner zahlreiche Species aus Nord- und Südamerika [z. B. Fimbristylis castanea (Vahl), Heleocharis capitata (R. Br.)], ja, als auch einige der gewöhnlichsten europäischen Formen, wie

---

1) Der Güte von Herrn Dr. H. Christ in Basel verdanke ich einige Exemplare von Galilea mucronata, an denen ich nicht nur die Beobachtungen von Duval-Jouve bezüglich der allgemeinen Gewebelagerung bestätigen konnte, sondern auch unzweifelhaft die innere Parenchymscheide erkannte.

Cyperus flavescens (L.), C. pannonicus (Jacq.) und der im Mittelmeergebiet heimische C. Papyrus (L.) sich als hierher gehörig entpuppten, trotzdem sie scheinbar unter denselben gemässigten Verhältnissen leben wie ihre nächsten Verwandten C. longus und C. fuscus (L.) — als mir endlich auch Formen, die über ganze Erdtheile verbreitet sind, oder sogar kosmopolitische Arten, wie Cyperus rotundus (L.) und Fimbristylis polymorpha, die als wahre Ubiquisten über sämmtliche Erdtheile, in den Tropen, den Subtropen und gemässigten Zonen verbreitet sind, und nur den polaren und arktischen Gegenden fehlen, bekannt wurden, da konnte von einer endemischen, einer localen Erscheinung gewiss keine Rede mehr sein. — Die weite, beinahe kosmopolitische Verbreitung der Formen mit innerer Parenchymscheide, ihre verhältnissmässig grosse Zahl, der überall streng durchgeführte, höchst bezeichnende anatomische Bau musste zu der Ansicht führen, dass wir es hier mit einer phylogenetisch selbstständigeren Gruppe innerhalb der Cyperaceen zu thun haben, einer Gruppe, die sich schon sehr früh von den typischen Cyperaceen abgetrennt hat. Die gemeinsamen Züge, welche sie alle auf den ersten Blick verbindet und von den übrigen Vertretern ihrer Familie scharf trennt, sind zu auffallend und rechtfertigen gewiss die Annahme, dass sie entwickelungsgeschichtlich zusammengehören. Wie Schwendener gezeigt hat, lässt die Gattung Juncus, obwohl habituell einheitlich, doch anatomisch deutlich zwei Formen, die dieser bewährte Autor als Liliaceen und eigentlichen Juncus-Typus bezeichnet, unterscheiden. So hat auch hier die Anatomie eine ähnliche Zweitheilung innerhalb einer morphologisch scheinbar einheitlichen Gruppe nachgewiesen.

Wir haben bereits gesehen, dass die innere Parenchymscheide stets chlorophyllhaltig ist und darum auch den Namen Chlorophyllscheide führt. Dieses Chlorophyll unterscheidet sich aber wesentlich von denjenigen des typischen Assimilationsgewebes. Eine einigermassen starke Vergrösserung lässt bei Pallisadenzellen deutlich die einzelnen wandständigen, ovalen Körner erkennen, während bei derselben Vergrösserung das Blattgrün der inneren Parenchymscheide nicht weiter aufgelöst wird, sondern einfach als mehr oder weniger intensiv grüner

Inhalt erscheint. Volkens macht in seiner Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf eine analoge Differenzirung zwischen dem Pallisadenchlorophyll und demjenigen der äusseren Parenchymscheide bei gewissen Steppenpflanzen aufmerksam. Er fand hier das Blattgrün in den Pallisadenzellen viel feinkörniger als in der äusseren Parenchymscheide, überhaupt führt letztere meist gar kein Chlorophyll, und gerade bei den Cyperaceen entbehrt sie des Blattgrüns, soviel mir bekannt, immer. Das Blattgrün der Chlorophyllscheide war ferner bei dem von mir vorwiegend benützten Herbarmaterial in seiner Farbe gewöhnlich noch sehr gut erhalten. Selbst bei älteren Exemplaren war der Inhalt oft noch schön grün, indessen das Chlorophyll des typischen Assimilationsgewebes bereits vollkommen zersetzt war, so dass das typische Chlorophyllgewebe nur noch nach seiner Lage, an der Pallisadenform der Zellen und an allfällig reichlicheren Gerbstoffeinschlüssen erkannt werden konnte. Das Blattgrün der Chlorophyllscheide unterscheidet sich also durch seine andere Beschaffenheit und seine schwerere Zersetzbarkeit von dem Pallisadenchlorophyll.

Diese soeben erwähnten Eigenschaften des Blattgrüns der Chlorophyllscheide, sowie die Thatsache, dass mit dem Auftreten der inneren Parenchymscheide das typische Assimilationsgewebe stets sehr reducirt ist, also nicht in einem geschlossenen, oft mächtigen Ring, wie bei den übrigen Cyperaceen auftritt, scheint auf eine erhöhte assimilatorische Thätigkeit des Chlorophylls der inneren Parenchymscheide hinzudeuten. Man vergegenwärtige sich einen Cyperus, wie die Papyrusstaude, eine der grössten, stattlichsten Formen des ganzen Geschlechts, sie bedarf doch gewiss eines wohl ausgebildeten Assimilationsgewebes? Aber nein, auch bei ihr ist dasselbe auf je einen Kranz von Pallisaden um die peripherischen Leitbündel beschränkt und doch haben wir es hier gewiss nicht mit einem Schmarotzer oder Halbparasiten zu thun. Aber auch noch andere Momente sprechen für eine assimilatorische Thätigkeit der inneren, grünen Parenchymscheide. So können wir immer wieder beobachten, wie mit dem genäherten Verlauf der Gefässbündel, d. h. mit der Vermehrung der einzelnen Assimilationscentren resp. des Pallisadengewebes, die innere Parenchymscheide

allmählich kleiner wird, indessen die leitenden Elemente des Bündels wieder an Boden gewinnen. Andererseits finden wir die innere Parenchymscheide im Stengel meistens kleiner und weniger ausgepägt, als im specifischen Assimilationsorgan, im Blatt. Hier sind die inneren Parenchymzellen, ganz besonders bei den kleineren im Querschnitt annähernd runden Leitbündeln sehr voluminös und beanspruchen so einen sehr grossen Theil des Raumes innerhalb der Schutzscheide, so dass nur noch wenig Platz für die eigentlichen Gefässbündelelemente übrig bleibt; ja es sind mir Fälle vorgekommen, wo dann das ganze Leitbündel auf ein einziges Gefäss reducirt war. — Hiermit habe ich auch die einzige Thatsache erwähnt, welche bei diesen Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide möglicher Weise für eine erhöhte assimilatorische Thätigkeit des Blattes sprechen könnte. In Bezug auf das typische Assimilationssystem sind bei diesen Formen sonst Stengel und Blatt ungefähr gleich ausgerüstet, während bei allen übrigen Cyperaceen, wenigstens wenn wirkliche Blätter ausgebildet werden, die assimilatorische Thätigkeit auch vorwiegend den Blättern übertragen wird, wogegen das Chlorophyllgewebe im Stengel sehr zurücktritt. Alle diese Thatsachen bestärkten in mir die Vermuthung, dass der inneren Parenchymscheide, als einem stärkeren Assimilator, die Aufgabe zukommt, das durch seine eigenthümliche Anordnung quantitativ verminderte Assimilationsgewebe theilweise zu ersetzen. — Es sprechen nun allerdings sehr gewichtige Gründe gegen diese Annahme. Wir fragen uns, wie die nöthige Luft und das nöthige Licht zu diesen Zellen komme? Was nun die Luft betrifft, so wird bei den meisten dieser Formen das Xylem der Gefässbündel von einem ansehnlichen Luftkanal durchzogen, welcher als eine Art Luftreservoir aufzufassen wäre, dem die innere Parenchymscheide die zum Assimilationsprocess nöthige CO_2 entnimmt, die ja zudem ausserordentlich leicht diffundirbar ist. Auch die beiden seitlichen Gefässe, welche uns bei lebenden Pflanzen als Jamin'sche Kette entgegentreten, werden einen gewissen Luftvorrath aufzuspeichern im Stande sein. Andererseits ist die mehr oder weniger stark verdickte Schutzscheide gewiss nicht im Stande, die Lichtwirkung aufzuheben, so wenig als das bei einer stark cuticularisirten und

verdickten Epidermis der Fall ist. Die Schutzscheide, welche häufig durch ihre gelbe Färbung auffällt, kann, wie z. B. das Anthocyan, das Chlorophyll vor zu intensiver, schädlicher Wirkung der Sonnenstrahlen schützen.

Die zur Lösung der Frage veranstalteten Experimente und Versuche haben leider nicht zu einem befriedigenden Resultate geführt. So einfach die theoretische Lösung an und für sich wäre, so schwierig ist dagegen die praktische Durchführung wegen der damit unterlaufenden, nicht zu umgehenden Fehlerquellen. So haben denn sowohl die von Engelmann angewandte Bakterienmethode, nach welcher wegen des Sauerstoffbedürfnisses der Bakterien diese Organismen sich da am zahlreichsten einstellen, wo die stärkste Sauerstoffentwickelung stattfindet, das heisst, wo die assimilatorische Thätigkeit des Chlorophylls am intensivsten ist — als auch die noch einfachere Bläschenmethode[1]), bald zu Gunsten meiner Vermuthung gesprochen, bald aber auch gar keine Resultate ergeben. Die beiden in ihrer Assimilationsthätigkeit miteinander zu vergleichenden Zellcomplexe sind leider nur durch eine einzellige Zelllage, durch die meist kleinzellige Schutzscheide von einander getrennt, und deshalb ist es an den für diesen Versuch durchaus nöthigen Längsschnitten oft zweifelhaft, ob die entstandenen Bläschen dem typischen Assimilationsgewebe oder der inneren Parenchymscheide zuzuschreiben sind. Wenn es uns auch nicht gelungen ist, die beiden Gewebe in ihrer Assimilationsthätigkeit quantitativ zu vergleichen, so glauben wir dennoch durch diese Experimente wenigstens nachgewiesen zu haben, dass die Chlorophyllscheide wirklich selbst zu assimiliren befähigt ist. — Betrachten wir nun die Anordnung und den Bau der Gefässbündel und des Assimilationssystems noch etwas im Einzelnen. Wir beginnen mit den Formen mit innerer Parenchymscheide. Bei dieser Gruppe muss uns zunächst eine durchgreifende Differenzirung im Leitungssystem auffallen. Es werden nämlich immer zweierlei Gefässbündel ausgebildet. An der Peripherie, unmittelbar unter der Epidermis und den subepidermalen Rippen kleinere, im

1) Die Bläschenmethode besteht bekanntlich in der Zählung der durch den Assimilationsprocess entstandenen Sauerstoffbläschen.

Querschnitt annähernd runde, sogenannte orbiculäre oder orbicentrale Leitbündel (Taf. XVIII, Fig. 5, 6, Taf. XIX, Fig. 6, 8); es sind reine Mestombündel, ganz ohne Stereomelemente. Diese Bündel besitzen die im Anfang dieses Abschnittes beschriebenen drei concentrischen Scheiden, welche hier als drei vollkommen geschlossene Ringe auftreten. Die Chlorophyllscheide, ungewöhnlich stark ausgebildet, besteht aus einem Kranz meist polygonaler, unter sich in lückenlosem Zusammenhang stehender Zellen. Bei dieser mächtigen Entwickelung der inneren Parenchymscheide treten die eigentlichen Gefässbündelelemente sehr zurück. Die zwei, bei sämmtlichen Cyperaceen sonst weit verbreiteten, grossen seitlichen Gefässe fehlen, auch der das Xylem durchziehende Luftkanal ist klein oder wohl auch gar nicht vorhanden (Taf. XVIII, Fig. 5); oft sind sogar Xylem und Phloëm nicht mehr deutlich zu unterscheiden, da sie auf wenige Zellen reducirt sind (Taf. XVIII, Fig. 6). Dieser Bau zeigt uns, dass die peripherischen Gefässbündel jedenfalls weniger als leitende Elemente in Betracht kommen, hier tritt vielmehr die Assimilationsthätigkeit der inneren Parenchymscheide in den Vordergrund. Da beinahe immer je ein peripherisches Leitbündel einer subepidermalen Rippe entspricht, ist es höchst wahrscheinlich, dass diese beiden Stranggewebe durch nachträgliche Differenzirungen aus demselben Meristem hervorgegangen sind. —

Ganz ein anderes Bild liefern uns die mehr central verlaufenden Gefässbündel, sie sind entschieden grösser, von eiförmiger bis ovaler Querschnittsform (Taf. XIX, Fig. 1). Auch hier treten wieder die drei Scheiden auf, aber sie bilden, mit alleiniger Ausnahme der Schutzscheide, nie in sich geschlossene Ringe. Die Chlorophyllscheide ist kleinzelliger, meist nur am Phloëm ausgebildet, oder, wenn auch am Xylem vorhanden, so doch immer durch die zwei grossen seitlichen Gefässe unterbrochen. Aehnliche Verhältnisse zeigt das typische Assimilationssystem. Dasselbe tritt als steter Begleiter der inneren Parenchymscheide auf. Wenn die Chlorophyllscheide daher nur am Phloëm ausgebildet ist, so treten die um jedes Leitbündel radial angeordneten Pallisaden auch nur am Siebröhrentheil auf. Die Uebereinstimmung geht oft so weit, dass der letzten Zelle der Chlorophyllscheide die letzte Pallisade ausserhalb der Schutzscheide genau

entspricht. Tritt die Parenchymscheide auch noch am Xylem auf, so fehlt auch der äussere Pallisadengürtel hier nicht. Bei den noch mehr central verlaufenden Leitbündeln ist dies jedoch gewöhnlich nicht der Fall, an Stelle des Pallisadengürtels tritt dann am Xylem ein mehr oder weniger mächtiger, mechanischer Beleg als Gegengurtung zu den entsprechenden subepidermalen Rippen auf. Bei den grösseren Gefässbündeln tritt die Chloropyllscheide in demselben Verhältniss zurück, als dieselben tiefer im Grundparenchym verlaufen; dafür rücken aber die leitenden Elemente mehr und mehr in den Vordergrund. Phloëm und Xylem sind bei diesen centralen Gefässbündeln immer wohl ausgebildet. Ersteres lässt nun deutlich Siebröhren und Geleitzellen auch schon auf Querschnitten unterscheiden. Das Xylem ist charakterisirt durch seine zwei grossen seitlichen Gefässe, die wohl nirgends fehlen, durch den beinahe immer vorhandenen Luftkanal und durch Holzparenchymzellen, welche den noch übrigen Platz einnehmen. Die innere Parenchymscheide stösst nur ganz ausnahmsweise, wie z. B. im Blatt von Fimbristylis subtetrastychia (Bklr.) direct an die zwei grossen seitlichen Gefässe; gewöhnlich tritt zwischen diese beiden Gewebeelemente noch eine einfache Schicht dickwandigen Holzparenchyms. Wir sehen also, dass, je mehr das Assimilationsgewebe localisirt und je strenger die radiale Anordnung um die Gefässbündel durchgeführt ist, desto grösser und deutlicher wird die innere Parenchymscheide. Dies trifft aber in höherem Grade bei den peripherischen Leitbündeln zu.

Kein Gewebe ist bei den Cyperaceen so gleichmässig gebaut, wie das Assimilationssystem bei den Formen mit innerer Parenchymscheide. Die radiale Anordnung der Pallisaden um die Leitbündel, die engen Beziehungen zwischen Pallisaden und Chlorophyllscheide, die Ausbildung von zweierlei Leitbündeln, treten uns immer wieder entgegen. Es ist geradezu erstaunlich, mit welcher Zähigkeit die Pflanzen an diesem Princip festhalten. Soviel über die Beziehungen der inneren Parenchymscheide zum Assimilations- und Leitungssystem.

Bei den soeben geschilderten durchgreifenden Veränderungen im Assimilations- und Leitungssystem ist es höchst auffällig, dass wir bei den anderen Geweben nicht entsprechende Differenzirungen

antreffen. Es kann uns zwar nicht entgehen, dass die innere chlorophyllhaltige Parenchymscheide allen robusteren Formen regelmässig fehlt. Ich erinnere hier nur an einige mechanisch stärker gebaute Cyperi, wie Cyperus Luzulae (Rottb.), C. longus, C. diffusus (Vahl), C. Schaffneri und C. Martianus (Schult.). Alle Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide zeichnen sich also auch stets durch ihren ungemein schwachen mechanischen Aufbau aus. Die subepidermalen Rippen sind klein, meist stark abgeplattet, oft weit von einander abstehend, die Gegengurtungen an den Gefässbündeln schwach oder wohl gar nicht vorhanden, aber auch das Grundparenchym ist selten geschlossen. Dieses zeichnet sich im Gegentheil oft durch seine schwammige Structur aus, dazu treffen wir häufig noch zwischen den peripherischen Leitbündeln grössere Hohlräume oder gar einen mächtigen, das Grundgewebe in seiner ganzen Länge durchziehenden centralen Luftkanal. Auch die grössten und stattlichsten Formen, wie die Papyrusstaude, sind für ihren Wuchs auffallend schwach gebaut. Diese mit dem Auftreten der inneren Parenchymscheide scheinbar Hand in Hand gehende Reduction im Skeletsystem ist jedoch bis jetzt mit ihr in keinen klaren Zusammenhang zu bringen. Höchst wahrscheinlich werden wir in der Chlorophyllscheide eine phylogenetisch junge Differenzirung vor uns haben, welche ja nicht immer gleichzeitige Differenzirungen in anderen Geweben zur Folge haben muss. Diese, durch die neuen Verhältnisse eines Gewebes hervorgerufenen Differenzirungen bilden sich allmählich, oft erst im Verlauf grosser Zeiträume in einer bestimmten Richtung aus. — Die schwammige Structur, die zahlreichen Hohlkanäle stempeln die Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide zu typischen Wassergewächsen oder zum mindesten zu Sumpfpflanzen, wo die mechanischen Elemente meist sehr reducirt sind, weil der hier stets vorhandene hydrostatische Druck des Zellsaftes die dünnen Zellwände so spannt, dass sie zur Erhöhung der Festigkeit wesentlich beitragen. Alles erklärt diese Thatsache aber dennoch nicht, da andere wasserliebende Cyperaceen mechanisch recht fest gebaut sein können.

Wir haben soeben gesehen, dass in Bezug auf den anatomischen Bau des Assimilations- und Leitungssystems, die

Scirpoideen in zwei scharf von einander geschiedene Haupttypen zu trennen sind. Wir fragen uns nun, ob diese zwei Hauptgruppen überall deutlich ausgeprägt oder ob auch einzelne Uebergänge zu verzeichnen sind. Solche vermittelnden Formen finden sich nun wirklich bei zwei Fimbristylis und mehreren Heleocharis. Fim. aspera (Bklr.) und Fim. spadicea (Vahl) besitzen neben der für diese Gattung typischen Chlorophyllscheide, zwischen der Endodermis und den Pallisaden noch eine geschlossene, nach dem Herbarmaterial zu urtheilen auch chlorophyllose, äussere Parenchymscheide. Dieses plötzliche Auftreten der äusseren Parenchymscheide ist hier um so befremdender, als sonst alle übrigen Lagerungs- und Structurverhältnisse mit denen der nächsten Verwandten vollkommen übereinstimmen. Immerhin muss uns die Kleinheit der Zellen beider Scheiden und besonders der äusseren Parenchymscheide auffallen; diese ist daher oft nur sehr schwer zu erkennen; andererseits ist aber auch der nach Form, Grösse und Aufbau sonst so ausgeprägte Unterschied zwischen den peripherischen und den mehr central verlaufenden Leitbündeln mehr oder weniger undeutlich. — Ganz anders liegen die Verhältnisse bei Heleocharis. Neben Cyperus ist dies, wie bereits erwähnt, die einzige Gattung, in der sowohl Formen mit äusserer als auch solche mit innerer Parenchymscheide nebeneinander auftreten. Die Heleocharis-Arten (Hel. emarginata, Hel. capitata, Hel. vivipara) mit Chlorophyllscheide unterscheiden sich aber von allen übrigen hierher gehörigen Scirpoideen. Bei dieser Gattung werden die kleinen runden peripherischen Leitbündel, welche sonst bei den Arten mit innerer Parenchymscheide überall constant auftreten, gar nicht mehr ausgebildet. Noch mehr aber muss uns auffallen, dass auch das Chlorophyllgewebe nicht so ausgeprägt radial in einer einfachen kranzförmigen Chlorophyllschicht um die einzelnen Leitbündel angeordnet ist. Das typische Assimilationsgewebe besteht aus zwei bis drei, um die Gefässbündel mehr oder weniger strahlig orientirten Pallisadenschichten. Diese aussergewöhnlich reichliche Entwickelung des Assimilationssystems mag wohl mit der spärlichen, oft beinahe ganz fehlenden Ausgliederung von Blättern zusammenhängen. Um diesen Blattmangel zu ersetzen, tritt nun eine erhebliche Verstärkung des Assimilationsgewebes im Stengel auf, wodurch

aber die radiale Anordnung der Pallisaden mehr oder weniger verwischt wird. Das Assimilationsgewebe besteht daher scheinbar nicht mehr aus ebenso vielen isolirten Assimilationscentren als peripherische Gefässbündel vorhanden sind. In Folge der reichlicheren Ausbildung von chlorophyllführenden Zellen stossen die einzelnen „Assimilationscentren" nun immer direct aneinander, so dass man auf den ersten Blick den Eindruck eines einheitlichen, geschlossenen Assimilationsringes bekommt. Zwar sind bei der dritten, ja oft schon bei der zweiten Pallisadenschicht die einzelnen Zellen nicht mehr so ausgesprochen radial zum zugehörigen Leitbündel gestellt, sie verlaufen oft mehr tangential, zeigen überhaupt in ihrer Orientirung eine gewisse Unsicherheit.

Welche Vortheile bietet der Pflanze diese aussergewöhnliche Lagerung des Assimilationsgewebes? Haberlandt zeigt in seiner Physiologischen Pflanzenanatomie 1884 (pag. 180 und 184), dass das Assimilationsgewebe stets von zwei Bauprincipien beherrscht wird. Nur unter den Gesichtspunkten der Oberflächenvergrösserung und der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege ist ein richtiges Verständniss des Assimilationssystems möglich. Es ist klar, dass diese beiden Principien nicht in jeder Pflanze in gleicher Weise zur Durchführung gelangen. Bald überwiegt das eine Princip, bald das andere; sie können einander sogar gegenseitig vertreten. Bei starker Entwickelung des Assimilationsgewebes, d. h. bei grosser Oberflächenvergrösserung wird die Inanspruchnahme der einzelnen Pallisaden eine kleinere sein, als bei Pflanzen, wo nur wenige Assimilationszellen die Ernährung zu vermitteln haben, darum können hier die Pallisaden neben ihrer Hauptfunction auch noch als Ableitungsgewebe fungiren. Die Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide besitzen aber — wie wir gesehen haben — ein auffallend schwaches Assimilationssystem. Eine rasche Ableitung der Assimilationsproducte aus dem functionirenden Gewebe ist daher die erste Bedingung eines ungestörten Verlaufes der Assimilationsthätigkeit. Haberlandt sagt ganz treffend: „Ein längeres Verweilen, ein Wandern, oder gar ein Aufspeichern der Assimilationsproducte in den assimilirenden Zellen muss schon vom rein chemischen Standpunkte aus als unvortheilhaft erscheinen, weil nach einem bekannten Erfahrungssatze jeder chemische Process um so glatter, voll-

ständiger und rascher verläuft, je schneller die dabei entstehenden Producte entfernt werden.“ Diese Auffassung findet in den Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide eine neue glänzende Bestätigung. Die Leistungsgrösse des schwachen Assimilationsgewebes muss vermöge seiner Lagerung, wodurch eine möglichst rasche Stoffableitung bedingt ist, erheblich gesteigert werden. Jede Pallisade steht ja mit einem Leitbündel in unmittelbarem Zusammenhang. Die grösste Vollkommenheit im Bau des Assimilationsgewebes ist damit erreicht, denn jede assimilirende Zelle kann die von ihr erzeugten Stoffe direct dem Ableitungsgewebe zuführen. Die einzelnen Assimilationszellen werden so in ihrer Hauptfunction durch Speicherung und Stoffwanderungen nicht beeinträchtigt. — Die schwache Ausbildung des Assimilationsgewebes der Chlorocyperaceen wird somit durch das Auftreten einer inneren chlorophyllhaltigen Parenchymscheide und durch die directe Ableitung der Assimilationsproducte aus den Pallisaden ermöglicht, oder mit anderen Worten, die quantitative Verminderung der Assimilationselemente wird durch deren qualitative Ausbildung ersetzt.

Ein den Bau des Assimilationssystems beherrschender Factor — der Einfluss der Transpiration — wurde von Haberlandt in seiner physiologischen Pflanzenanatomie merkwürdiger Weise kaum berührt. Die formative Einwirkung der Transpiration auf die Structur des Chlorophyllgewebes ist aber bei hygrophilen Gewächsen, wie es ja die Cyperaceen in ihrer überwiegenden Mehrheit sind, sehr gering und darum spielt für die Beurtheilung dieser Pflanzenfamilie die Transpiration eine sehr untergeordnete Rolle. Nur bei einigen wenigen Xerophyten können wir auch hier beobachten, dass der Einfluss der Transpiration auf die einzelne assimilirende Zelle derselbe ist, wie auf das ganze Organ. Vermehrte Transpiration bedingt in beiden Fällen eine Verminderung der assimilirenden Fläche unter gleichzeitiger relativer, oder bei Succulenten sogar absoluter Volumenzunahme. So sehen wir denn, wie bei Eriophorum filamentosum (Bklr.), Acoridium und Hypolytrum die Pallisaden ihre Schlauchform allmählich einbüssen und mehr und mehr oval und polyedrisch, die Intercellularien kleiner und weniger zahlreich werden, so dass das

ganze Assimilationsgewebe schliesslich ein viel compacteres Aussehen erhält. — Zur Beurtheilung und zum vollkommenen Verständniss der inneren Parenchymscheide genügen aber vergleichend anatomische Studien nicht. Es bleiben immer noch zwei wichtige Fragen zu beantworten übrig. Durch welche Theilungsprocesse entsteht die innere Parenchymscheide aus dem Urmeristem und wie verhält sie sich gegenüber verschiedenen äusseren Einwirkungen? Um diese beiden genetisch-physiologischen Fragen beantworten zu können, habe ich schon seit einigen Monaten Kulturen angelegt. Ich behalte mir vor, die daraus sich ergebenden Resultate, sobald meine Untersuchungen zu einem bestimmten Abschluss gekommen, in einer späteren Arbeit zu veröffentlichen.

Werfen wir endlich noch einen kurzen Blick auf das Assimilationsgewebe der typischen Cyperaceen. Als verbreitester Typus tritt uns hier der gerippte Chlorophyllring mit radialer Stellung der Pallisaden entgegen. Bei Androtrichum polycephalum (Kth.) ist derselbe 5—6schichtig. Die Pallisadenform ist an der Peripherie deutlich ausgeprägt, gegen das Centrum wird die Streckung der Assimilationszellen allmählich geringer und die radiale Anordnung undeutlicher, in gleicher Weise nimmt auch der Chlorophyllgehalt der Zellen ab; es ist daher oft keine scharfe Grenze gegen das centrale Grundparenchym vorhanden. Zuerst verliert also das Assimilationsgewebe seine typische Zellform, dann seine ausgeprägte radiale Richtung und schliesslich auch noch das Chlorophyll. Auch die Gattung Ficinia zeichnet sich durch einen ausserordentlich starken Assimilationsring aus. Sehr oft ist der Chlorophyllring aber nicht so compact, er wird zuweilen zwischen den subepidermalen Rippen von Luftkanälen durchzogen. Die betreffenden Formen zeigen übrigens sonst noch einen sehr lockeren schwammigen Bau. Schwache Entwickelung der mechanischen Elemente und statt des Grundparenchyms ein centraler Hohlraum sind oft wiederkehrende Correlationsmerkmale, welche diese Formen zu typischen Wassergewächsen stempeln. Einen ganz eigenthümlichen Fall bietet Cyperus bruneovaginatus (Bklr.), wo die Assimilationszellen unmittelbar unter der Epidermis stark verkürzt sind und erst die zweite Schicht deutliche

Pallisaden ausbildet. Selten sind die Pallisaden statt radial auch tangential gestellt (Pentastichia).

Neben den Pallisaden tritt aber als weitere Zellform des Chlorophyllgewebes auch noch das Schwammparenchym auf, und zwar meistens als vielarmiges, sehr regelmässig ausgebildetes Sternparenchym wie bei Juncus. Der schwache Chlorophyllgehalt und die grosse Formenmannigfaltigkeit der Zellen zeigen uns aber, dass die Assimilationsthätigkeit hier bereits zur Nebenfunction geworden ist; zudem wird das Sternparenchym oft frühzeitig resorbirt, an seine Stelle treten dann wieder peripherische Hohlkanäle, so z. B. bei Courtoisia cyperoides (Nees) und Cyperus longus L. Dieser Fall führt uns zu Formen mit einer noch weiter gehenden Reduction des Chlorophyllgewebes. Eriophorum filamentosum (Bklr.) haben wir bereits erwähnt (S. 29). Auch bei Ficinia radiata (Kth.) besitzt das Assimilationsgewebe, vermöge seiner stark verdickten Wandungen und durch das Auftreten einzelner, dasselbe durchziehende Baststränge noch mechanische Bedeutung. Die grosse Mehrzahl der Hypolytrum-Arten haben ebenfalls ein auffallend schwaches Assimilationsgewebe im Stengel; auch hier sind die chlorophyllführenden Zellen kleinlumig, rundlich bis oval und durch verdickte Zellwände ausgezeichnet. Diese ungünstigen Verhältnisse werden aber durch eine reichere Blattentwickelung, wie sie sonst den Scirpoideen abgeht, ausgeglichen. Der ganze Stengel ist beblättert. Das Blatt übernimmt also hier wieder die assimilatorische Thätigkeit, der Stengel wird dadurch entlastet, im Gegensatz zu Heleocharis. Carpha paniculata zeigt eine Parcellirung des Assimilationsgewebes, wie wir sie bei den Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide bereits kennen gelernt haben, dieselbe erfolgt hier aber aus ganz anderen Gründen. Durch das starke centripetale Vordringen der subepidermalen Rippen bis zu den peripherischen Gefässbündeln wird der Chlorophyllring in einzelne Segmente zertheilt.

Die Reduction des Assimilationsgewebes kann aber noch weiter gehen. Wir denken hier zunächst an das in so mannigfacher Beziehung lehrreiche Acoridium tenellum (Nees) (Taf. XVIII, Fig. 1 u. 2), das wir schon bei Behandlung des Skeletsystems eingehend erörtert haben. Wie bereits erwähnt, ist das ganze Chlorophyllgewebe auf wenige verkümmerte Zellen an der der Blatt- und

Stengelverwachsung opponirten Stelle beschränkt. Dieselben sind für die Assimilation natürlich absolut bedeutungslos. In Stengeln, die auf dem Boden kriechen [Hemichlaena capillifolia (Schrad.)] oder auf felsiger Unterlage ausgebreitet sind [Ficinia ramosissima (Bklr.)] zeigt der anatomische Bau bereits grosse Anklänge an Rhizomconstructionen, und dementsprechend ist auch das Assimilationsgewebe sehr reducirt.

Was endlich die Durchlüftung des Assimilationsgewebes betrifft, so ist dafür reichlich gesorgt. Die zahlreichen Stomata führen meist in weite, innere Athemhöhlen, von welchen aus wieder ein reiches System von Intercellularen das Assimilationsgewebe durchzieht. Xerophile Formen besitzen einen complicirteren Durchlüftungsapparat (Androtrichum polycephalum). Die Intercellularen verlaufen gürtelförmig, parallel zur Oberfläche des Stengels oder des Blattes um die einzelnen Pallisaden, ohne in radialer Richtung zu communiciren. Durch diese sinnreiche Einrichtung wird das Ausströmen des Wasserdampfes erheblich verzögert und damit die Transpiration verringert. Viele lacustre Formen vermitteln endlich die Verbindung mit der Atmosphäre durch zahlreiche Luftkanäle, welche den Stengel parallel zu seiner Achse durchziehen. Diese Hohlkanäle treten gewöhnlich zwischen den subepidermalen Rippen und den peripherischen Leitbündeln auf; sie entstehen gewöhnlich erst relativ spät durch Zerreissen des Sternparenchyms. Auch die das Grundgewebe durchziehenden Kanäle sowie der weitverbreitete centrale Luftkanal entstehen auf diese Weise.

4. Das Grundgewebe.

Wir müssen bei den Cyperaceen zwischen einem peripherischen und einem centralen Grundgewebe unterscheiden. Ersteres, oft ein zierliches Maschennetz bildend, tritt zwischen den subepidermalen Rippen und den peripherischen Leitbündeln auf und besteht aus mehr oder weniger reich gegliedertem Sternparenchym. Bei jungen Pflanzen ist dieses Sternparenchym oft etwas chlorophyllhaltig und dient als Speichergewebe für Stärke und Wasser. Mit zunehmendem Alter nimmt der Wassergehalt allmählich ab und diese Zellgruppen vertrocknen dann meistens.

Durch das weitere Wachsthum des Nachbargewebes und die damit verbundenen Spannungen wird das Sternparenchym zerrissen, an seiner Stelle finden wir darum bei älteren, ausgewachsenen Pflanzen in der Richtung des Organs verlaufende Luftkanäle. Bei Sumpfpflanzen ist das Auftreten eines peripherischen Grundgewebes sehr verbreitet, so finden wir dasselbe bei der Papyrusstaude, bei Courtoisia cyperoides (Nees), Eriophorum angustifolium (Rottb.), Heleocharis variegata (Kth.), Cyperus articulatus (L.) etc.

Das peripherische Grundgewebe steht nun mit dem centralen Grundparenchym in keinem directen Zusammenhang. Beide Gewebe werden durch einen mehr oder weniger mächtigen Assimilationsring und durch eine Zone von Gefässbündeln von einander getrennt. Nur in seltenen Fällen verlaufen vom Sternparenchym aus zwischen die Leitbündel zarte, dünnwandige, parenchymatische Zellenzüge, welche sich im Stengelcentrum zu einem typischen geschlossenen Grundgewebe vereinigen, so z. B. bei Heleocharis Hookeri (Bklr.).

Das centrale Grundparenchym besitzt eine doppelte Function. Es dient zunächst als Speichergewebe, indem in seinen Zellen reichlich Stärke abgelagert wird, so dass nach Zusatz von Jodtinctur der ganze Inhalt dunkelviolett erscheint.

Ferner erblicken wir in ihm das wichtigste Wasserreservoir des Stengels; als solches zeichnet es sich durch seine Dünnwandigkeit und bei lebendigem Material durch seinen Inhalt aus. Gelegentlich können wir auch in den Zellen des Grundgewebes gerbstoffartige, braune Einschlüsse beobachten, wie wir sie schon bei Betrachtung des Hautsystems kennen gelernt haben.

Dieses centrale Grundgewebe besteht nun meistens aus parenchymatischen, etwas gestreckten Zellen, welche im Querschnitt entweder sechseckig bis polygonal, z. B. Androtrichum polycephalum (Kth.) und Lipocarpha Sellowiana (Kth.), oder rundlich-oval (Dichromena nervosa) sind.

Gewöhnlich ist das centrale Grundparenchym interstitienlos, oder es lässt doch nur einzelne kleine, dreieckige Intercellularen zwischen sich. Bei Cyperus Papyrus (L.) dagegen ist dasselbe in schwache Bänder aufgelöst, welche die Leitbündel netzartig miteinander verbinden; auch bei Cyperus alternifolius (L.) bildet

das Grundgewebe ein complicirtes Maschenwerk, in den Vereinigungsstellen dieser Bänder verlaufen dann die Leitbündel. Die Gefässbündel sind also hier über das ganze Grundparenchym ungefähr gleichmässig vertheilt. Hin und wieder nehmen die Gefässbündel einen mehr peripherischen Verlauf, so dass dann ein ununterbrochenes, compactes centrales Grundgewebe zu Stande kommt. Ganz vereinzelt sind endlich diejenigen Fälle, wo die Leitbündel central verlaufen, das Grundparenchym tritt alsdann zwischen dem Assimilationsring und den Gefässbündeln auf.

Auch in der Mächtigkeit des Grundgewebes beobachten wir grosse Unterschiede. Von den Formen mit äusserst stark entwickeltem Grundgewebe bis zu Heleocharis spiralis (R. Br.), wo das ganze Grundgewebe auf einige wenige Zellen zwischen den Leitbündeln beschränkt ist, finden wir alle Uebergänge. Wenn das Grundparenchym so mächtig entwickelt ist, vertrocknen zuweilen die innersten Gewebetheile, so entsteht der centrale, lysigene Hohlkanal. Wieder bei anderen Arten vertrocknen zahlreiche, mehr oder weniger grosse Zellgruppen (z. B. Cyperus pungens), so dass das ganze Grundgewebe von zahlreichen Hohlkanälen durchzogen wird und die Pflanze eine überaus zarte, schwammige Structur besitzt; es sind dies stets ausgesprochene Sumpfpflanzen. Als localmechanische Stützen dieser mächtigen Parenchymmassen haben wir bereits auch die centralen Baststränge kennen gelernt.

Die Zellwände des Grundgewebes erfahren zuweilen eine locale Verdickung, so z. B. bei Fimbristylis castanea (Vahl), wo die Ecken der sechseckigen Maschen ganz besonders verstärkt sind. Bei zahlreichen Arten sind aber die Wandungen des ganzen Grundgewebes stark verdickt. Ich erinnere hier nur an Cyperus Megapotamicus (Kth.), Cyperus Schaffneri, Hemichlaena capillifolia Schrad., Ficinia compargensis (Steud.) etc. Sehr beachtenswerth ist endlich noch die Differenzirung des centralen Grundgewebes in zwei scharf von einander getrennte Theile. Gilg hat ähnliche Verhältnisse bei einigen Leptocarpus spec. (R. Br.) beobachtet. Er sagt: „Ein in der Mitte des Grundgewebes gelegener Kreis, welcher aus zartwandigen Zellen besteht und später vertrocknen kann, färbt sich bei Zusatz von Chlorzinkjod schön blau, besteht also aus reiner Cellulose, während der um-

schliessende Ring des Grundparenchyms, in welchem die Gefässbündel liegen, ohne dass wie sonst immer ein allmählicher Uebergang stattfindet, aus ziemlich stark verdickten Zellen besteht und sich bei Zusatz des gleichen Reagens braun färbt. Es ist klar, dass wir in dieser Bildung auch eine Aussteifungsvorrichtung zu suchen haben.“ Ganz dieselben Verhältnisse treffen wir auch bei gewissen Cyperaceen wieder. Es seien hier nur Eriophorum angustifolium (Rottb.), E. latifolium (Hoppe), Psilocarya spec., Ficinia Kunthiana (Bklr.), F. scariosa (Nees) u. s. w. erwähnt. Auch hier handelt es sich bei der peripherischen Differenzirung des Grundgewebes entschieden um ein mechanisches „Aussteifungsmittel“. Eine ähnliche Rolle mag auch dem Grundgewebe im Stengel von Fimbristylis asperrima (Bklr.) zukommen. Wir haben diese eigenthümlichen Verhältnisse jedoch schon bei Betrachtung des Skeletsystems erörtert (S. 37).

B. Das Blatt.

Nachdem wir nun die anatomischen Verhältnisse des Stengels der Cyperaceen in so ausführlicher Weise besprochen haben, können wir uns bei der Blattanatomie füglich kürzer fassen. Um die auf die Länge etwas ermüdende Gleichförmigkeit der Darstellung zu unterbrechen und Wiederholungen möglichst zu vermeiden, gedenke ich den bisher eingeschlagenen Weg zu verlassen und die leitenden Principien der Blattstructur ohne Rücksicht auf die einzelnen Gewebesysteme zu behandeln.

Die Blattanatomie ist zudem viel geringeren Schwankungen unterworfen als diejenige des Stengels. Sachs[1]) sagt: „Wenn sich der Formenreichthum der Sprossachsen vorwiegend in ihrer anatomischen Structur geltend macht, so ist es dagegen bei den Blättern der Laubsprosse die äussere Gestalt, durch welche sie in einer geradezu imponirenden Mannigfaltigkeit den ungebundenen Gestaltungstrieb der vegetabilischen Substanz zur Anschauung bringen.“ Wenn auch die allgemeine Richtigkeit dieses Satzes durchaus nicht zu bezweifeln ist, so hat derselbe doch speciell für die Cyperaceen keine Giltigkeit.

1) J. Sachs, Vorlesungen der Pflanzenphysiologie, S. 52, Auflage 2, Leipzig.

Durch die ganze grosse Familie treten uns, ohne jegliche Variation immer und immer wieder dieselben lanzettlichen bis linealen Blätter entgegen. Unterschiede lassen sich nur in Bezug auf Länge und Breite der Blätter constatiren, die äussere Form dagegen bleibt sich immer vollkommen gleich. Um diese Thatsache einigermassen unserem Verständnisse näher zu rücken, werden wir gut thun, wenn wir uns wieder vergegenwärtigen, dass die Cyperaceen in ihrer überwiegenden Mehrheit eben Sumpfpflanzen sind, bei welchen das mächtigste formative Princip, die Transpiration, in unseren Breitegraden eine nur sehr untergeordnete Rolle spielt. Und wenn auch einige Arten oder selbst kleinere Gattungen ihre ursprüngliche feuchte Heimath dauernd verlassen oder sogar zu typischen Xerophyten werden, so kommt der verändernde Einfluss der neuen Lebensbedingungen nicht in erster Linie in der äusseren Gestalt, sondern in der anatomischen Structur zum Ausdruck. Ich denke hier ganz besonders an die ausdauernden, tropischen Hypolytren mit ihrer durchaus abweichenden Blattanatomie, die uns im Weiteren noch einlässlich beschäftigen wird. In anderen Fällen, ganz besonders bei einjährigen Gewächsen hat sich die Pflanze an extremere Verhältnisse in der Weise angepasst, dass die zart gebauten Blätter bei Eintritt der trockenen Jahreszeit absterben, der Stengel allein noch vermöge der in ihm aufgespeicherten Stoffe und seiner extremeren Verhältnissen viel besser angepassten Structur bis zur Samenreife persistirt, wie wir das z. B. bei Fimbristylis sericea (Br.) (S. 35) kennen gelernt haben.

Schon die vergleichende Morphologie lehrt uns, dass Blatt und Stengel correlative Begriffe sind, beide sind auf's Engste miteinander verbunden und ohne einander gar nicht vorstellbar.

Aber nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch und anatomisch sind Blatt und Stengel keineswegs so scharf zu trennen, wie das gewöhnlich aus Zweckmässigkeitsgründen geschieht. Hierfür liefert uns gerade die Anatomie der Cyperaceen manches lehrreiche Beispiel. Heleocharis ist durch auffallende Blattarmuth ausgezeichnet, indem nur wenige Involucralblätter ausgegliedert werden, welche zudem oft sehr klein und zart sind oder beinahe ganz fehlen. Wir können innerhalb dieser Gattung aber leicht verfolgen, wie mit zunehmender Reduction der Blatt-

organe der Stengel Blattfunction übernimmt. Schon bei Betrachtung des Assimilationsgewebes im Stengel haben wir gesehen, wie unter diesen Verhältnissen in obiger Gattung der Pallisadenring um die einzelnen Leitbündel verdreifacht wird. Diese Verstärkung des Assimilationsgewebes im Stengel geht so weit, bis das Blatt functionell vollkommen entlastet ist und dann nur noch als schwaches Rudiment auftritt.

Obwohl auch bei den Cyperaceen die lamellenartige Ausbildung der Blattorgane vorherrscht, so sind doch abweichende Querschnittsformen sehr verbreitet. Sie lassen sich beinahe innerhalb jeder einzelnen Gattung nachweisen. So sind im Querschnitt ovale [Ficinia lithosperma (Bklr.)], halbmond- bis halbkreisförmige [Cyperus pannonicus (Jacq.), Fimbristylis castanea (Vahl), Ficinia gracilis (Schrad.)], selbst rundliche bis kreisrunde [Ficinia paradoxa (Nees), Ascolepis capensis (Kth.)] und dreikantige Blätter [Eriophorum vaginatum (L.)] durchaus keine Seltenheit. Mit dieser Veränderung in der Querschnittsform ist auch eine entsprechende allmähliche Verlagerung der Gewebselemente verbunden, so dass die allgemeine Structur des Blattes immer mehr Stengelcharakter annimmt. Wenn wir uns endlich andererseits erinnern, dass auch der Stengel gelegentlich oval bis dorsiventral gebaut sein kann, so erhalten wir eine continuirliche Reihe vom typisch radiär gebauten Stengel bis zum ausgesprochenen bilateralen Blatt. So wird es in dieser Familie sehr oft beinahe unmöglich, nur aus dem Blattquerschnitt zu entscheiden, ob wir ein Blattorgan oder einen Stengel vor uns haben.

In dieser Variabilität von Stengel und Blatt zeigen sich aber bei den einzelnen Gattungen oft erhebliche Unterschiede. Bald ist es der Stengel, bald das Blatt, welches vorzüglich variirt. Es ist mir kein einziger Fall vorgekommen, wo innerhalb derselben Gattung zugleich beide in ihrer Querschnittsform und damit auch in ihrer anatomischen Structur grösseren Schwankungen unterworfen waren. Während bei Ficinia der Stengel durch die ganze Gattung in seinen Grundzügen ziemlich gleich gebaut bleibt, finden wir in der Blattanatomie nicht unwesentliche Unterschiede, worauf auch schon die Querschnittsform hindeutet. Vom typisch lamellenartig ausgebildeten Blatt,

können wir durch den halbmondförmigen, ovalen, rundlichen und vollkommen dreieckigen Querschnitt, alle Stadien bis zum ausgesprochenen Stengeltypus verfolgen. Auch Fimbristylis zeigt eine merkwürdige Veränderlichkeit in der Form des Blattquerschnittes. Kyllingia und Dichromena verhalten sich gerade umgekehrt, die Blätter sind hier immer lamellenartig ausgebildet, der Stengel dagegen ist oft oval, bis plattgedrückt oder wie bei Kyllingia squamulata (Vahl) vollkommen bilateral-symmetrisch gebaut.

Betrachten wir nun schliesslich noch, wie sich diese Umwandelung des typischen Blattes zu einem stengelartigen Gebilde anatomisch gestaltet. Die Leitbündel, ursprünglich in einer Zone im centralen Mesophyll, ordnen sich nun zu zwei oder gar zu drei concentrischen Zonen an [Cyperus stoloniferus (Retz), Ficinia radiata (Kth.)]. Das Assimilationsgewebe und die subepidermalen Rippen, beim typischen Blatt auf die Blattunterseite beschränkt, greifen an der Peripherie immer mehr nach rückwärts und nach oben, so dass das Wassergewebe der Blattoberseite seine peripherische Lage immer mehr verliert und so in die Mitte des nun ovalen, runden oder dreieckigen Organs verlegt wird. So gelangen wir auch anatomisch zu vollkommen stengelartigen Blättern, welche ihre wirkliche Blattnatur nur dadurch verrathen, dass ihr Grundparenchym (Wassergewebe der Blattoberseite) an einer Stelle bis zur Peripherie reicht, indem hier weder assimilirende Zellen noch subepidermale Rippen angelegt werden (Ficinia lithosperma und Fic. paradoxa).

Es bleiben uns noch zwei abweichende Blatttypen zu besprechen übrig. Der eine Fall betrifft Fimbristylis pilosa (Kth.). Das Blatt ist vollkommen stengelumfassend und bildet so eine Art Scheide von ringförmigem Querschnitt. Die so veränderte Lage des ganzen Blattes veranlasste einen Functionswechsel zwischen Blattober- (innere Epidermis) und Blattunterseite (äussere Epidermis). Die untere, nunmehr äussere Epidermis, sonst gewöhnlich kleinlumig, ist nun zum typischen Wassergewebe geworden. Sie wird nun direct von den Sonnenstrahlen getroffen, und so sehen wir, wie das Assimilationsgewebe und mit ihm die Leitbündel durch die grosse Volumzunahme der Epidermiszellen nach der morphologischen Blattoberseite verlagert werden.

Endlich wollen wir noch einer eigenthümlichen asymmetrischen Ausbildung des Blattes gedenken, wie sie uns ebenfalls bei mehreren Fimbristylis entgegentrat, so z. B. bei Fimbristylis glomerata (Nees) und Fim. paupercuta (Bklr.). Der rechte und linke Blattrand sind ungleich ausgebildet, der eine verjüngt sich allmählich, indessen der andere im Querschnitt hakenförmig eingebogen und abgerundet ist. Was für eine biologische Bedeutung diese verschiedene Ausbildung der beiden Blatträndер besitzt, konnte ich des ungenügenden Materials wegen nicht feststellen. Es liegt die Vermuthung jedoch nahe, dass die hakenförmig ausgebildete Seite nicht frei in die Luft ragte, sondern am eigenen Stengel oder an Fremdkörper sich festklammerte. Im ersten Fall wären die Blätter halbstengelumfassend, im letzteren dagegen würden sie wahrscheinlich als eine Art Kletterorgan aufzufassen sein.

Der Vollständigkeit wegen betrachten wir nun kurz die Verhältnisse, wie sie uns in der Blattanatomie der Scirpoideen gewöhnlich entgegentreten. Die allgemeine Gewebelagerung bietet nichts besonderes. Zwischen der oberen und unteren Epidermis breitet sich im Mesophyll das Assimilations- und Leitungsgewebe aus, indessen die mechanischen Elemente vorwiegend unmittelbar unter der unteren Epidermis verlaufen oder die Gefässbündel begleiten.

Das Hautgewebe der Blattober- und Blattunterseite ist nur ausnahmsweise vollkommen gleich ausgebildet. Die Epidermis beider Blattseiten ist dann entweder einschichtig, die einzelnen Zellen kleinlumig mit stark verdickten Aussenwänden, wie z. B. bei Fimbristylis castanea (Vahl), oder beiderseits zwei- (Hypolytrum longifolium) oder sogar dreischichtig (Hypolytrum humile (Bklr.). Eine solche gleichmässig starke Ausbildung beider Epidermen treffen wir jedoch nur bei wenigen Hypolytren. Gewöhnlich sind die Epidermiszellen der Blattoberseite viel mächtiger entwickelt als die der Blattunterseite, die obere Epidermis kann in extremen Fällen $^3/_4$ bis $^4/_5$ des ganzen Blattquerschnittes beanspruchen. Bei Dichromena nervosa (Vahl) wird diese mächtige Entwickelung der oberen Epidermis dadurch erreicht, dass die einzelnen Zellen senkrecht zur Blattfläche stark in die Länge wachsen. Viel verbreiteter ist jedoch eine zwei- bis mehrschichtige, obere

Epidermis. Die Zellen der äussersten Schicht sind alsdann kleinlumig und starkwandig, sie übernehmen die mechanische Schutzfunction, indessen die Zellen der übrigen Schichten viel grösser und zarter sind und als Wassergewebe fungiren. Die Mächtigkeit der oberen Epidermis beruht nun hauptsächlich auf der Ausbildung dieses Wasserreservoirs. Wird in den soeben besprochenen Fällen, die z. B. für Cyperus Papyrus (L.), C. Preslii, C. gramineus u. s. w. Geltung haben, nur eine einzige Zellschicht zum Wassergewebe, so sind bei Kyllingia alba (Nees) deren schon zwei, bei Cyperus stoloniferus aber vier ausgebildet, und bei Fimbristylis aspera treffen wir sogar ein drei- bis siebenschichtiges Wassergewebe. Die Zellen der unteren Epidermis sind meist ganz kleinlumig, quadratisch oder platt gedrückt und etwas in der Richtung des Organs gestreckt; nur selten kommt es zu einer zweischichtigen unteren Epidermis [Hypolytrum giganteum (Vahl)]. Hin und wieder ist die unterste Schicht der Epidermis, welche unmittelbar an das Assimilationsgewebe stösst, reich an gerbstoffartigen Einschlüssen, so bei Eriophorum Scheuchzeri (Hoppe) und Dulichium spathaceum (Pers.).

Die Haarbekleidung, obwohl überall spärlich, ist jedoch viel verbreiteter als wir sie in der Stengelanatomie angetroffen haben. So zeigt das Blatt von Fuirena meistens einzelne Trichome, entweder sind dieselben auf den Gelenkapparat und die beiden Blatträndер (F. pubescens, F. umbellata) beschränkt, oder das Haarkleid erstreckt sich auf die ganze Blattoberseite (F. squarrosa) resp. auch nur auf die Blattunterseite (F. coerulescens, F. simplex). Selten fehlt die Behaarung vollständig, so bei Fuirena scirpoidea (Mich.), welche sonst auch noch mancherlei Abweichungen zeigt. Eine einigermassen reichlichere, an einigen Exemplaren beinahe zottige Behaarung fand ich jedoch nur auf der Blattoberseite von Fuirena squarrosa (Mich.). Nächst Fuirena besitzt auch Fimbristylis das Vermögen Trichome auszugliedern. Alle übrigen Scirpoideen zeigen dagegen dieselbe glatte oder schwach papillöse Epidermis, wie wir sie schon bei Besprechung des Stengels kennen gelernt haben. Ficinia radiata (Kth.) und F. truncata (Schrad.) sind endlich noch durch ein eigenthümliches schuppenartiges Anhangsgebilde ausgezeichnet, welches an den beiden Blatträndern, in einer kleinen Ausbuchtung der

Epidermis sitzt. Obwohl oft von bedeutender Grösse, ist dieses Gebilde stets einschichtig, farblos und aus prosenchymatischen Zellelementen aufgebaut.

Die ausserordentliche Entwickelung der oberen Epidermis bedingt oft eine Verlagerung des Assimilationsgewebes und der Leitbündel nach der Blattunterseite. Die auf diese Weise resultirende Lagerung der Gewebe im Blatt kann auch theoretisch direct aus der Stengelanatomie abgeleitet werden. Wenn wir uns in einem Stengelquerschnitt einen Theil des centralen Grundparenchyms ausgeschnitten denken, das so entstandene ringförmige Gebilde an einer Stelle mit der Scheere zerschneiden und die beiden gebogenen Enden in eine Gerade ausziehen, gelangen wir zum typischen Cyperaceenblatt.

Bei sehr reichlicher Ausbildung des Assimilationsgewebes können wir zweierlei assimilirende Zellen unterscheiden: Das Pallisadengewebe und das Stern- oder Schwammparenchym. Beide Elemente treffen wir sowohl bei den Eucyperaceae als auch bei den Chlorocyperaceae. Die Pallisaden der letzteren ordnen sich, wie wir das schon im Stengel kennen gelernt haben, wieder radial um die Gefässbündel. Die Anordnung der Pallisaden im Blatt der Eucyperaceae ist dagegen nicht von derselben constanten Orientirung, wie sie uns im Stengel entgegengetreten ist. Im Allgemeinen senkrecht zur Blattfläche, beobachten wir doch gelegentlich alle möglichen Zwischenstellungen bis zu vollkommen tangential verlaufenden Pallisaden, so z. B. bei Cyperus longifolius (Poir.), ich verweise auch auf Cyperus alternifolius (L.). Das sehr locker gebaute, von mächtigen Intercellularen durchsetzte Schwammparenchym beansprucht zuweilen Dreiviertel des Blattquerschnittes, so dass das Pallisadengewebe, wie bei Cyperus Papyrus (L.), unmittelbar unter die obere Epidermis zu liegen kommt. Ein ganz vereinzeltes Vorkommen bietet Carpha paniculata (Ph.). Es sind bei dieser Pflanze zwei durch centrales Schwammparenchym getrennte Pallisadenzonen angelegt. Die eine verläuft unmittelbar unter der oberen Epidermis und ist zwei- bis dreischichtig, die andere nur einschichtig, begleitet die Blattunterseite.

Sehr häufig wird nun aber kein distinctes Sternparenchym ausgebildet. Wie wir im Stengel hauptsächlich in der Ausbil-

dung der mechanischen Elemente einen Fingerzeig zur Beurtheilung der Lebensbedingungen, unter welchen die einzelnen Pflanzen vegetirten, erkannten, so liefert uns nun die mehr oder weniger compacte Anlage des Assimilationssystems wichtige Anhaltspunkte. Von den mit typischen schlauch- oder knochenförmigen Pallisaden ausgezeichneten Arten, wie wir sie z. B. von Dichromena nervosa (Vahl) und Cyperus fuscus (L.) kennen, kommen wir zu Formen, wo der Pallisadencharakter verwischt ist, die Intercellularen weniger zahlreich und kleiner und die Wandungen der assimilirenden Zellen verdickt sind. So bei vielen Eriophorum spec. Aber die Metamorphose geht unter dem Druck der äusseren Bedingungen noch weiter. Wir gelangen schliesslich bei Eriophorum filamentosum (Bklr.) zu ovalen, bei Hypolytrum longifolium (Nees) und H. humile zu polyëdrischen, 5—6seitigen, chlorophyllhaltigen Zellen, und H. pungens (Kth.) endlich zeigt Verhältnisse, wie wir sie sonst nur bei ausgesprochenen Steppengräsern anzutreffen gewohnt sind.

Wenn wir nun noch einen Blick auf das Leitungsgewebe werfen, so wollen wir von den allgemeinen Lagerungsverhältnissen, von der Unterscheidung in orbiculäre und ovale Gefässbündel, wie wir sie bereits im Aufbau des Stengels der Chlorocyperaceae kennen gelernt haben, ganz absehen, und nur noch auf einige specifische Eigenthümlichkeiten des Blattes eingehen. Nur die grösseren Leitbündel werden von mechanischen Belegen begleitet, die kleineren Gefässbündel und ganz speciell alle orbiculären Bündel der Chlorocyperaceen sind reine Mestombündel. Fimbristylis castanea (Vahl) besitzt sogar nur Mestombündel. Die Schutzscheide (Endodermis) der Gefässbündel ist am Phloëmtheil meist grösser und stärker als auf der Xylemseite. Die einzelnen Endodermiszellen sind concentrisch oder einseitig excentrisch verdickt, so dass das Lumen etwas nach der Peripherie verschoben scheint; sie werden von zahlreichen feinen, oft gabelig verzweigten Porenkanälen durchzogen. Im Phloëm beobachten wir hin und wieder eine gruppenweise Scheidung der Geleitzellen und der Siebröhren. So sind bei Lipocarpha argentea (Bklr.) die Siebröhren hauptsächlich peripherisch, die Geleitzellen dagegen gruppenweise gegen das Xylem vereinigt. Dieselbe Pflanze ist ferner noch durch eine ein- bis zweischichtige Zone stark ver-

dickter Zellen ausgezeichnet, durch welche Xylem und Phloëm scharf von einander getrennt werden. Doch auch hier ist es mir gelungen nachzuweisen, dass wir es nicht mit typischen Bastfasern, wohl aber mit stark verdicktem Holzparenchym zu thun haben. Eine solche Zone stark verdickten Holzparenchyms finden wir auch noch bei anderen Cyperaceen, so z. B. bei Fuirena gracilis (Kth.). Wichtiger ist, dass dasselbe Holzparenchym bei manchen Ficinia und Eriophorum zwischen Xylem und Phloëm chlorophyllführend ist. Ueber die Bedeutung dieses Chlorophylls konnte ich jedoch nicht in's Klare kommen, aber auffallen musste immerhin, dass dieses eigenthümliche Vorkommen sich ganz auf Eucyperaceen beschränkt. Seitliche Queranastomosen zwischen den einzelnen Gefässbündeln, die wir im Stengel nur gelegentlich vereinzelt antrafen, sind dagegen in dem Blatte sehr verbreitet. Sie bestehen vorwiegend aus Ring- oder Spiralgefässen und finden sich z. B. bei vielen Wollgräsern beinahe auf jedem Querschnitt. Die Queranastomosen scheinen hauptsächlich für das junge, zarte Gewebe charakteristisch zu sein. Wenn aber bei fortschreitendem Alter das Sternparenchym verschwindet, zerreissen auch die Queranastomosen und so wird die unmittelbare, seitliche Verbindung zwischen älteren Gefässbündeln wieder aufgehoben.

Gegenüber den übrigen Scirpoideen zeigt Ficinia im Bau der Gefässbündel eine grössere Mannigfaltigkeit. Neben den allgemein verbreiteten collateralen Leitbündeln ist bei einigen Arten, wie bei Ficinia lithosperma (Bklr.), insofern schon eine Abweichung zu constatiren, als sich das Phloëm zwischen das Xylem hineinkeilt. Am Rhizom von Ficinia repens (Kth.) und am rhizomartigen Stengel von Fic. ramosissima (Kth.) treten dann typische concentrische, und zwar perixylematische Gefässbündel auf. Vor allem ist es aber die ausserordentlich stark verdickte Schutzscheide, welche uns bei allen Ficinien auffällt, durch sie heben sich die Leitbündel von dem umgrenzenden Gewebe immer sehr stark ab.

Was endlich die Skeletelemente anbetrifft, so sind dieselben vorwiegend auf die Blattunterseite beschränkt. Sie begleiten gewöhnlich nur die grösseren Gefässbündel, indem sie sich als mechanische Kappe direct um das Phloëm concentriren, oder

doch den einzelnen Leitbündeln entsprechend unmittelbar über der unteren Epidermis auftreten. Wenn dagegen ein mächtiges Schwammparenchym vorhanden ist und die Pallisaden mit den Gefässbündeln stark der oberen Epidermis genähert verlaufen, so sehen wir einzelne grosslumige Zellen der oberen Epidermis theilweise in mechanische Elemente umgewandelt; indessen die untere Epidermis der Skeletfasern ganz entbehrt. So verhält sich z. B. Cyperus Papyrus (L.). Ein auf zahlreiche Fimbristylis — eine Gattung der Chlorocyperaceen — beschränktes Vorkommen zeigt uns nur reine Mestombündel. Die mechanischen Elemente treten als subepidermale Rippen an der Blattunterseite und als vereinzelte kleine, isolirte Baststränge am Xylemtheil unmittelbar ausserhalb des Pallisadenrings auf. So sind alle Skeletfasern durch eine Schicht chlorophyllhaltiger Zellen von den Leitbündeln getrennt. Die Hauptmasse der Skeletelemente ist gewöhnlich auf der Blattunterseite um die Hauptrippe concentrirt. Bald wird die Hauptrippe von zwei oder drei grösseren Baststrängen begleitet [Cyperus gracilis (Bklr.)], bald ist auch nur ein einziger mächtiger, sichelförmiger, mechanischer Beleg ausgebildet (Dulichium). Auch die etwas kräftiger gebauten Eriophorum besitzen nur eine einzige, gewaltige, sichelförmige Hauptrippe, dazu kommt aber ferner, dass jedes grössere Nebengefässbündel durch zwei schwächere Rippen direct mit der oberen und unteren Epidermis verbunden ist. Die Blätter von Hypolytrum, die uns immer als eine Ausnahme von der allgemeinen Regel entgegengetreten sind, deuten auch hier wieder auf höhere Verhältnisse hin. Indem das Stereom hier nicht mehr selbstständig, sondern immer nur in Verbindung mit dem Mestom auftritt, erkennen wir bereits Anklänge an höhere Monokotyledonen, speciell an einzelne Juncaceen und andere Liliifloren. Jedes im Mesophyll verlaufende Leitbündel wird jeweilen durch mächtige subepidermale Rippen direct mit der oberen und unteren Epidermis verbunden, wodurch der Blattquerschnitt, wie durch Diaphragmen, in zahlreiche Theilstücke parcellirt wird. Neben der Mittelrippe sind es endlich ganz besonders noch die beiden seitlichen Blattränder, welche auch ziemlich constant mechanisch verstärkt sind.

Eine vorwiegend auf die Blätter beschränkte Einrichtung sind die Gelenkapparate. Sie sind bei den Cyperaceen

sehr verbreitet, doch können sie gelegentlich auch ganz fehlen, wie z. B. bei den meisten Fimbristylis-Arten. Gewöhnlich ist jedoch wenigstens ein „Gelenk", welches dann der centralen Hauptrippe entspricht, vorhanden. Hin und wieder werden neben diesem Hauptgelenk auch noch mehrere Nebengelenkapparate angelegt, so bei Lipocarpha argentea (Bklr.), Fuirena umbellata (Rottb.). Mehrere Hypolytrum, ganz besonders Hypolytrum latifolium (Rich.) zeigen sogar fünf bis sieben wohlausgebildete Gelenkapparate. Eine solche vermehrte Anlage von Gelenkapparaten deutet immer auf etwas extremere Verhältnisse hin, wie wir sie ja gerade bei Hypolytrum schon zu wiederholten Malen angetroffen haben. Der Gelenkapparat kommt immer durch eine lokale Umwandelung des Wassergewebes über einzelnen Leitbündeln zu Stande. Durch Zelltheilungen wird an diesen Stellen das Wassergewebe zwei- bis vierschichtig, die Zellen strecken sich in der Richtung senkrecht zur Blattoberfläche und erfahren gelegentlich noch locale Verdickungen ihrer Wandungen. An der oberen Epidermis wird der Gelenkapparat sehr oft von einzelnen Trichomen oder von zahlreichen papillösen Ausstülpungen begleitet. Die Bewegung beruht, wie bei allen Gelenkapparaten und Rollblättern, auf Turgorschwankungen, auf die ich hier nicht weiter einzugehen gedenke.

Schliesslich bleiben uns noch einige abweichende interessante Blatttypen zu besprechen übrig. Wir beginnen mit Eriophorum filamentosum (Bklr.). Das Blatt, im Querschnitt oval bis schwach sichelförmig, zeigt mehrere, 8—12 tiefe Einbuchtungen, in denen auch die Stomata sitzen. Von jeder Einbuchtung zur diametral gegenüberliegenden der anderen Blattseite erstreckt sich das Assimilationsgewebe, das auf diese Weise gewöhnlich auf vier resp. sechs Querzonen beschränkt wird. Zwischen je zwei dieser assimilirenden Zonen verläuft in der Mitte des Blattes ein im Querschnitt rhombisches Gefässbündel. Die Verbindung zwischen Chlorophyllgewebe und den einzelnen Leitbündeln wird durch eine einzellige Schicht hexagonaler, chlorophyllloser Zellen vermittelt, welche demnach der äussern Parenchymscheide entsprechen würde. Alle übrigen Theile des Blattes zwischen Epidermis, Chlorophyllgewebe und den centralen Leitbündeln werden von dem auch hier wie im Stengel äusserst kräftig entwickelten Skelet beansprucht.

Weit grösseres Interesse bietet uns aber die Blattanatomie von Hypolytrum. Zur Morphologie des Blattes von Hypolytrum humile (Bklr.) (Taf. XIX, Fig. 7) sei vorausgeschickt, dass dasselbe 5 mm breit ist und drei Hauptnerven besitzt. Die centrale Hauptrippe ragt über die Blattoberseite vor, die beiden seitlichen verlaufen dazu symmetrisch und überragen die Blattunterseite. Da aber diese Rippen verschieden gebaut sind und auch die zwischen liegenden Blattsegmente ihre eigenthümlichen Structurverhältnisse zeigen, wird es am besten sein, die drei Abschnitte gesondert zu besprechen.

Wir beginnen mit den zwischen den drei Hauptrippen liegenden Blattsegmenten, denen sich auch die zwei seitlichen Blattränder, rechts und links von den über die Blattunterseite vorragenden Rippen anschliessen. Schon bei schwacher Vergrösserung fällt uns die mehrschichtige, obere und untere gleichartig ausgebildete Epidermis auf, zwischen beiden zieht sich bandartig im Mesophyll das Chlorophyllgewebe mit den kleinen, meist rundlichen Gefässbündel hin. Die obere Epidermis ist gewöhnlich drei-, selten in Begleitung der grösseren Leitbündel vierschichtig. Die äusserste Zelllage besteht aus kleinen, platt gedrückten Zellen, deren peripherische Zellwand sehr stark verdickt und deren Zellinhalt immer reich an Gerbstoffen ist. Die zwei, resp. drei folgenden Epidermalschichten fungiren wieder als Wassergewebe, ihre Zellen sind daher grösser, die Wandungen dünner und beweglicher. Die untere Epidermis ist meist nur zweischichtig. Der Grössenunterschied zwischen den beiden Zellschichten ist jedoch nicht so auffallend wie bei der oberen Epidermis. Die äusserste Schicht unterscheidet sich von der zweiten nur durch etwas stärker verdickte Wandungen. Das Assimilationsgewebe wird von zahlreichen Intercellularen durchsetzt, so dass man den Eindruck eines feinen Netzes erhält. Die Zellen des Assimilationssystems sind polyedrisch, fünf- bis sechsseitig, nur schwach gestreckt, jedoch niemals pallisadenförmig und zeichnen sich durch auffallend stark verdickte Wandungen aus. Die im Mesophyll verlaufenden Leitbündel sind meistens reine Mestombündel.

Gehen wir nun zur Besprechung der beiden seitlichen, über die Blattunterseite vorragenden Hauptrippen über. Die äussere Zellwand der oberen Epidermis ist sehr stark verdickt, die

einzelnen Zellen sind etwas in der Richtung des Organs in die Länge gezogen, sie besitzen feste Radialwände und einen dunkelbraunen, gerbstoffartigen Inhalt. Die unmittelbar darunter liegende Zellschicht des epidermalen Wassergewebes zeigt sehr starke, senkrecht zur Blattfläche in die Länge gezogene Zellen mit festen membranösen Radialwänden (= Gelenkpolster). Bei den 2—3 übrigen Schichten des Wassergewebes ist die Streckung lange nicht mehr so ausgesprochen, auch sind die Wandungen viel dünner und beweglicher. Diese Schichten haben also ihren Charakter als Wassergewebe viel besser erhalten, als die darüber liegenden beiden äusseren Zellschichten. Das mächtige Leitbündel wird nun auf beiden Seiten von ansehnlichen mechanischen Belegen begleitet, besonders sind die Skeletelemente um das Phloëm sehr stark concentrirt. Dieses Stereom ist so starkwandig, dass die Lumina oft beinahe vollkommen verschwinden. Phloëm und Xylem werden durch stark verdicktes Holzparenchym scharf von einander getrennt. Das Gefässbündel zeigt eine äussere, theilweise chlorophyllhaltige Parenchymscheide, der sonst immer vorhandene, das Xylem durchziehende Hohlkanal fehlt.

Die eigenthümlichsten und abweichendsten Verhältnisse treffen wir aber endlich im Bau der centralen Hauptrippe, welche, wie bereits erwähnt, über die Blattoberseite vorragt. Das grosse Gefässbündel ist stark der Blattunterseite genähert und besitzt einen ausserordentlich starken mechanischen Beleg, dessen Zellen bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind. Das Skeletsystem bildet aber hier einen eigentlichen cylinderförmigen Strang, welcher nicht nur das Leitbündel, sondern auch noch ein dünnwandiges, von den Autoren als Nervenparenchym bezeichnetes Gewebe umschliesst. Zwischen den Gefässbündelelementen und dem über die Blattoberseite hervorragenden Nervenparenchym finden wir eine mittlere Zone mehr oder weniger stark verdickter Zellen, welche als eine Art innerer Gegengurtungen zur mechanisch verstärkten Blattunterseite aufzufassen wäre. Das Nervenparenchym besteht aus einem interstitienlosen, dünnwandigen, parenchymatischen Gewebe, das seitlich von der mittleren Gruppe verdickter Zellen direct mit dem Gefässbündel der Blattunterseite communicirt und als typisches inneres Wasserreservoir und Speichergewebe fungirt. Der Hohlcylinder ist aber nicht allseits gleich stark

verdickt. Zwischen dem Nervenparenchym und dem Gefässbündel können wir auf beiden Seiten eine bedeutend schwächer verdickte Stelle beobachten; hier steht das Wassergewebe mit dem Chlorophyllgewebe in directer Beziehung. Auch auf diesem Querschnitt tritt uns das Assimilationsgewebe wieder sehr compact entgegen. Das Nervenparenchym wird von einem ganz eigenthümlich geformten Skeletmantel eingeschlossen, im Querschnitt besitzt dieser obere Theil der Skeletkapsel die Form einer Meduse. Eine ungemein stark verdickte Epidermis überzieht endlich die Blattoberseite. Schliesslich sei noch erwähnt, dass zwischen Skeletkapsel und Blattunterseite sich ein einschichtiges Band stark verdickter, polygonaler, chlorophyllhaltiger Zellen hinzieht.

Wenn wir uns die soeben erörterten Verhältnisse noch einmal kurz vergegenwärtigen, so kommen wir zu der Ueberzeugung, dass wir es hier nicht nur mit einer extremen Lebensbedingungen angepassten Cyperacee zu thun haben, wir beobachten gleichzeitig noch eine Reihe von Merkmalen, welche sonst den Cyperaceen fremd sind und auf andere Monokotyledonen hindeuten. Nervenparenchym, stark vorragende Rippen, Centralkapsel, compactes Assimilationsgewebe, chlorophyllhaltige, äussere Parenchymscheide, das sind alles Merkmale, welche sonst den Cyperaceen fremd sind, die wir aber ganz besonders bei Gramineen immer und immer wieder antreffen.

Ganz analoge, abweichende Verhältnisse zeigt auch Hypolytrum macrophyllum (Bklr.). Das Blatt besitzt eine für Cyperaceen ungewöhnliche Breite. Ich habe wiederholt Blätter von 6—9 cm Breite gemessen. An der starken Mittelrippe finden wir ebenfalls ein wohl entwickeltes Gelenkpolster. Gegenüber Hypolytrum humile (Bklr.) können wir jedoch mannigfache Abweichungen constatiren. Das Assimilationsgewebe ist weniger compact, mehr schwammig ausgebildet und in zwei Streifen gesondert, welche unmittelbar unter der oberen resp. unteren Epidermis verlaufen und durch ein grosslumiges, zartwandiges, centrales Wassergewebe von einander getrennt sind. Die Skeletelemente treten bei dieser Art als subepidermale Rippen unter der oberen Epidermis auf. Die grösseren Gefässbündel sind im unteren Chlorophyllstreifen und im centralen Wassergewebe eingebettet, sie zeigen am Phloëm starke, mechanische Belege, da-

gegen ist das Xylem mit der Blattoberseite nur durch wenige schwach sklerenchymatische Zellelemente verbunden. Die kleineren Leitbündel verlaufen dagegen ganz in der oberen Chlorophyllzone und lehnen sich stets an die kleinen und schwachen subepidermalen Rippen an.

Werfen wir endlich noch einen Blick auf Hypolytrum distachyum[1]), eine Form, die aus der Collection von Richard Schomburgk stammt und in Englisch-Guiana gesammelt wurde. Die Structur des Blattes ist auch hier wieder äusserst kräftig und mahnt in mancher Beziehung an immergrüne Pflanzen, speciell an Coniferen. Das Blatt ist in allen seinen Theilen ziemlich gleich gebaut. Die Umgebung der Hauptrippe ist wohl etwas fester, aber nicht durch die Ausbildung eines Gelenkes oder durch das Hervortreten des Gefässbündels über die obere resp. untere Epidermis ausgezeichnet. Bei zu intensiver, anhaltender Beleuchtung, d. h. bei Austrocknungsgefahr, scheint sich die Pflanze — nach dem Herbarmaterial zu schliessen — durch Einrollen der Blätter zu schützen. Morphologisch interessant ist auch die Ausbildung einer mächtigen stengelumfassenden, trockenhäutigen Scheide, ein Vorkommen, das bei den Cyperaceen ziemlich isolirt dasteht. Die Zellen der oberen Epidermis sind abgeplattet und zeigen stark verdickte Aussenwandungen. Ihre Lumina sind bei getrocknetem Herbarmaterial von gerbstoffartigen Substanzen stets braun gefärbt. Direct unter der Epidermis verläuft eine ein- oder zweischichtige, ziemlich gleichmässige, continuirliche Reihe sehr stark verdickter, sklerenchymatischer Zellen, ein Vorkommen, das an viele immergrüne Pflanzen erinnert. Erst unter dieser Sklerenchymschicht stossen wir auf ein mächtiges Wassergewebe, dessen obere Zellen polygonal, die unteren dagegen gestreckt sind. Das ganze Gewebe aber ist dünnwandig und weitlumig. Das wohl entwickelte, von grösseren und kleineren Leitbündeln durchzogene Chlorophyllgewebe finden wir erst in der unteren Hälfte des Blattes. Dieses Assimilationsgewebe sowie die unteren Theile des Wassergewebes werden von vereinzelten Bastfasern oder von kleinen Gruppen von Baststrängen durchzogen, welche jedenfalls vorwiegend localmechanischer Natur sind, indem sie für die Gesammtfestigkeit kaum

1) Diese Art konnte ich in keiner Flora auffinden.

in Betracht kommen können. Die untere, zwei- bis vierschichtige, kleinlumige Epidermis wird von schwachen, abgeplatteten, subepidermalen Rippen begleitet. So besitzt jedes Hypolytrum-Blatt seine specifischen Eigenthümlichkeiten und die Blätter, obwohl äusserlich in ihrer Form vollkommen übereinstimmend, zeigen in ihrer Anatomie eine merkwürdige Mannigfaltigkeit.

C. Rhizom und Wurzel.

Wir können uns hier sehr kurz fassen. Das mir zur Verfügung stehende, ausserordentlich spärliche Material gestattet mir nicht einmal einen flüchtigen Gesammtüberblick über den Aufbau von Rhizom und Wurzel der Cyperaceen. Nur in verhältnissmässig seltenen Fällen wurden von den Reisenden die Exemplare genügend vollständig gesammelt, um in dieser Richtung verwerthet zu werden. Bei Besprechung des Skeletsystems haben wir zudem bereits gesehen, wie schon der oberirdische Stengel gelegentlich vollkommen den Bau des typischen Rhizoms nachahmen kann. Rhizomartiger Stengel und typisches Rhizom lassen sich dann nur noch nach dem Vorhandensein oder gänzlichen Mangel chlorophyllhaltiger Zellen von einander unterscheiden. Fimbristylis asperrima (Bklr.), Ficinia silvatica (Kth.), Hemichlaena capillifolia (Schrad.) und andere Cyperaceen besitzen nach dieser Auffassung noch „rhizomartige Stengel“. Deshalb haben wir diese Formen auch schon bei Betrachtung der Stengelanatomie behandelt. Anders verhält es sich mit Ficinia repens (Kth.) vom Capland, hier haben wir es mit einem typischen Rhizom zu thun, indem gar keine chlorophyllhaltigen Zellen mehr vorhanden sind. In der centripetalen Verlagerung des Leitungssystems und der Skeletelemente erkennen wir zunächst wieder die Inanspruchnahme des Rhizoms auf Zugfestigkeit und damit auch eine grosse Annäherung des anatomischen Baues des Rhizoms an den der Wurzel. Die Leitbündel selbst sind nicht mehr collateral, sondern ausgesprochen perixylematisch und durch eine zwei- bis dreischichtige Stereomscheide von dem ziemlich dickwandigen Grundparenchym getrennt. Die dünnwandigen, zarten Phloëmelemente liegen beinahe vollkommen central. Woher nun diese vollkommene Veränderung im Bau des Leitbündels? Die veränderten Anforderungen

des Rhizoms gegenüber dem Stengel können uns hierüber allein Aufschluss geben. Das dickwandige Xylem und die Nervenscheide haben das zarte Phloëm gegen den nach dem mittleren Theil des Stengels fortgepflanzten radialen Druck des Erdreichs zu schützen. Dieser ganze centrale Theil wird nun durch eine mächtige Schutzscheide von der Rinde getrennt. Diese Schutzscheide entspricht vollkommen der Schutzscheide der Wurzel, ist aber an einzelnen Stellen zweischichtig, stark concentrisch verdickt und von gabelig verzweigten Porenkanälen, welche den Stoffverkehr zwischen den Gefässbündeln und der als peripherisches Speichergewebe fungirenden Rinde vermitteln, durchzogen. Die Rinde lässt nun von Aussen nach Innen deutlich drei Schichten unterscheiden: Die Epidermis, eine Stereomscheide, welche als breiter mechanischer Ring entwickelt ist und auf Druckfestigkeit beansprucht wird und endlich die eigentliche Rinde, ein ziemlich dickwandiges Grundparenchym, das bei oberirdischem Verlauf des Rhizoms gelegentlich auch ergrünen kann, gewöhnlich aber ganz chlorophylllos ist. Stereomscheide und Endodermis waren bei dem mir zur Verfügung stehenden Herbarmaterial immer intensiv dunkelbraun gefärbt. — Noch geringer war die Auslese an Wurzeln. Dieser vollkommene Mangel beruhte allerdings weniger auf ungenügendem Verständniss der Sammler, als vielmehr auf dem schlechten Erhaltungszustande des Materials. Wenn es beinahe immer möglich ist, selbst an älterem Herbarmaterial die Anatomie des Stengels bis in die letzten Einzelheiten zu verfolgen, so wird dies jedoch für die Wurzel nur in seltenen Ausnahmefällen erreichbar sein. Der Stengel verdankt diesen Vorzug gegenüber der Wurzel hauptsächlich seiner Biegungsfestigkeit. Dieser mechanischen Anforderung entsprechend müssen, wie wir gesehen haben, alle festeren, resistenteren Elemente nach der Peripherie verlagert werden, indessen die zarteren Gewebe, von diesem schützenden Mantel umgeben, im Inneren des Stengels recht wohl erhalten bleiben können. Ganz umgekehrt bei der Wurzel. Der Zugfestigkeit gemäss sind nun die Skeletfasern und die Gefässe in der Mitte des Stengels zu einem centralen Fibrovasalstrang vereinigt, die zarteren Gewebe dagegen an der Peripherie. Beim Eintrocknen und Pressen sind letztere darum den zerstörenden Einwirkungen unmittelbar ausgesetzt, die Rinde

wird daher nur in seltenen Fällen noch unverletzt erhalten sein. Aus diesem Grunde will die Anatomie der Wurzel, ganz besonders von jungen zarten Wurzeltheilen, immer an lebendigen Pflanzen studirt sein. Wenn es mir also nicht möglich ist, auf Grund eigener Beobachtungen, auf die Structurverhältnisse der Cyperaceenwurzel näher einzugehen, so bin ich um so glücklicher auf eine Schrift, welche diese Lücke wohl auszufüllen vermag, verweisen zu können. Es sind die „vergleichenden histologischen Untersuchungen der Gramineen- und Cyperaceenwurzeln“ von Klinge, veröffentlicht in den mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Petersbourg Bd. 26, p. 12 ff. Hier möchte ich nur noch darauf hinweisen, dass gelegentlich auch die Wurzel xerophile Merkmale erwerben kann. Die Wurzeln der Cappflanze Ficinia lateralis (Kth.) weisen darauf hin, dass diese Pflanze jedenfalls zeitweise in ganz ausgetrocknetem Erdreich vegetiren muss. Durch das Austrocknen der Erde wird nun der radiale Druck bedeutend erhöht, die Pflanze muss aber diesem Druck entgegenwirken, um die Leitungsbahnen der Säfte offen zu halten. Bei dieser Pflanze sehen wir daher ausserhalb der centralen Gefässbündelzone nicht nur eine gemeinsame stark verdickte Schutzscheide, sondern auch die drei bis sechs folgenden Schichten der Rinde sind noch stark verdickt; so wird die schützende Wirkung der äusseren Rindenschichten bedeutend erhöht.

II. Systematischer Theil.

A. Versuch einer Verwerthung der anatomischen Untersuchung für die Systematik.

Der Werth der einzelnen Merkmale, seien sie nun morphologischer oder anatomischer Natur, ist ein sehr verschiedener. Zur systematischen Verwerthung werden wir am besten Charaktere von möglichst grosser Stabilität wählen, noch willkommener jedoch werden uns Merkmale sein, die durch ihr Auftreten eine Reihe secundärer, in der allgemeinen Correlation begründete Charaktere hervorrufen. Dagegen werden wir alle variablen Merkmale, d. h. solche, die innerhalb ihres Verwandtschaftskreises grossen

Schwankungen ausgesetzt sind, soviel als möglich ausschliessen. In diesem Sinne unterscheidet Jules Vesque bereits zwischen taxinomischen und epharmonischen Merkmalen. Epharmonische Merkmale sind demnach solche, die in ihrem Auftreten hauptsächlich von den Standortsverhältnissen abhängen, sie können deshalb innerhalb derselben Pflanzenfamilie oder sogar innerhalb derselben Art entweder sehr stark ausgebildet sein, oder auch wieder vollkommen fehlen. Es ist nun aber sehr leicht möglich, das ein epharmonisches Merkmal scheinbar die Eigenschaften eines typischen Merkmales besitzt, einfach nur darum, weil keine Ursache zur Variation, kein verändernder Factor vorhanden war. Um solche versteckte epharmonische Charaktere in ihrer wahren Bedeutung zu erkennen, müssen wir zu Kulturen, in denen wir die verschiedensten Lebensbedingungen künstlich nachahmen, unsere Zuflucht nehmen. Erst wenn wir die Pflanze dieser Prüfung unterworfen haben, werden wir in der Lage sein, endgültig zwischen epharmonischen und typischen Merkmalen zu unterscheiden. Schon aus diesen Erörterungen geht hervor, dass — nach unserer Auffassung — ein principieller Unterschied zwischen taxinomischen und epharmonischen Merkmalen eigentlich nicht existirt, es sind nur graduelle, im Laufe der Zeit entstandene Unterschiede, welche eine solche Trennung gestatten. Diese Thatsache findet auch in unserer Definition der typischen Merkmale ihren Ausdruck: Typische Merkmale sind eben nur epharmonisch fixirte Charaktere. Dieselben sind von um so grösserer diagnostischer Bedeutung, wenn sie auf einen möglichst kleinen Formenkreis beschränkt sind. Aus diesen Gründen können wir bei der Aufstellung der Diagnose nicht sorgfältig genug verfahren. Gerade aber in dieser Hinsicht suchen wir bei der gegenwärtigen rein morphologischen Systematik der Cyperaceen oft vergebens nach einer gewissenhaften kritischen Sichtung der unterscheidenden Merkmale. In der Einleitung hatten wir bereits Gelegenheit, uns über die Aufstellung von Gattungen auf Grund ganz einseitig gewählter Merkmale auszusprechen. Wenn ich nun auch nicht in der Lage bin, mir über die Morphologie der Cyperaceen ein eigenes Urtheil erlauben zu dürfen, so brauche ich nur auf die bezüglichen Arbeiten von Palla und Pax zu verweisen, wo wir Aeusserungen wie: „Die Gattungen Cyperus

und Fimbristylis sind ebenso wenig natürlich wie Scirpus“ antreffen und zur Einsicht kommen, dass die Abgrenzung der Unterfamilien und Gattungen bei den einzelnen Autoren immer noch eine äusserst schwankende ist.

Ganz besonders reich an epharmonischen Merkmalen wird natürlich vor allem dasjenige Gewebesystem sein, das am directesten den weitgehendsten äusseren Schwankungen ausgesetzt ist, nämlich das Hautgewebe. Die Haarbekleidung, ob kryptopore oder phaneropore Stomata, die Mächtigkeit der Cuticula und der äusseren Cellulosemembran u. s. w. werden beinahe immer epharmonischer Natur sein; dass aber die Haarbekleidung gelegentlich auch typisch werden kann, das lehrt uns die Behaarung der Cruciferen und die einseitigen Haarleisten der Stellarien. Gewöhnlich aber werden wir die typischen Merkmale mehr in dem Bau und in der Anordnung der inneren Gewebesysteme zu suchen haben.

Nun zur überaus wichtigen Frage: Haben wir in der inneren Parenchymscheide ein epharmonisches oder ein typisches Merkmal? Ich glaube die Antwort kann, wenn auch die Frage endgültig erst durch embryologisch-physiologische Studien entschieden werden kann, für uns kaum zweifelhaft sein. Für Epharmonie der inneren Parenchymscheide könnte höchstens ihr constantes Auftreten bei Wasserpflanzen sprechen, dagegen finden wir in ihr eine Reihe von Merkmalen vereinigt, welche ganz den Stempel typischer Charaktere besitzen. Wir gedenken hier zunächst der spärlichen, kaum vorhandenen Uebergänge zwischen den Formen mit innerer Parenchymscheide und dem gewöhnlichen Typus. Es kommen hier einzig die wenigen Fälle in Betracht, wo neben der inneren Parenchymscheide gleichzeitig auch noch die äussere Parenchymscheide vorhanden ist, wie bei einigen Fimbristylis und Heleocharis; ferner wäre hier auch noch das Auftreten von nur einerlei Gefässbündeln bei den Heleocharis mit innerer Parenchymscheide zu erwähnen. Was endlich die 2—3 Pallisadenringe um die Gefässbündel einzelner Heleocharis anbetrifft, so werden wir, wie bereits erwähnt, es hier mehr mit einem Anpassungsmerkmal, das auf die grosse Armuth an Blattorganen zurückzuführen wäre, zu thun haben. Die Constanz der Ausbildung der inneren Parenchymscheide innerhalb der gleichen Art, sowie die

mit dem Auftreten verbundenen correlativen Unterschiede im allgemeinen anatomischen Bau, d. h. die mit der Chlorophyllscheide stets Hand in Hand gehende Anordnung der Pallisaden um die Gefässbündel, die schwache Ausbildung der mechanischen Elemente und das Auftreten von zweierlei Gefässbündeln, sprechen ebenfalls dafür, dass wir in der inneren Parenchymscheide ein typisches Merkmal gefunden haben. Endlich sei nochmals auf die grosse Uebereinstimmung zwischen den morphologischen Gattungen und dem Vorkommen oder Fehlen der Chlorophyllscheide hingewiesen, welche uns zeigt, dass die innere Parenchymscheide auch mit gewissen rein morphologischen Merkmalen parallel geht.

Aus diesen Betrachten erkennen wir den hohen diagnostischen Werth der inneren Parenchymscheide. Nach ihrem Auftreten oder Fehlen können wir die grosse Familie der Cyperaceen s. str. in die zwei scharf von einander zu unterscheidenden Unterfamilien der *Chlorocyperaceen* und der *Eucyperaceen* trennen. Zu den Eucyperaceen gehören folgende Gattungen:

Hypolytrum,	Courtoisia,	Hemichlaena,
Carpha,	Androtrichum,	Ficinia,
Dulichium,	Acoridium,	Eriophorum,
Pentasticha,	Psilocarya,	Dichromena.

Chlorocyperaceen sind:

Lipocarpha,	Hemicarpha,	Ascolepis,
Kyllingia,	Fuirena,	Fimbristylis.

Dagegen sind die Gattungen Scirpus, Cyperus und Heleocharis je in zwei Genera aufzulösen, je nachdem die Chlorophyllscheide vorhanden ist oder fehlt. Von Scirpus ist nur die kleine Untergruppe Dichostylis als selbstständige Gattung abzutrennen, weil sie im Gegensatz zu den übrigen Scirpi die innere Parenchymscheide und die damit verbundenen correlativen Merkmale besitzt. Aber auch morphologisch ist nach Palla Dichostylis von Scirpus zu trennen. Der niedere Wuchs, die an der Spitze der Inflorescenz meist dicht gedrängten Aehrchen, ferner die Tragblätter, welche mit einer, meist grannenartigen, mehr oder minder zurückgekrümmten Spitze versehen sind; der Griffel mit meist nur zwei Narben und das Vorkommen von nur einem Pollenblatt ist von

Scirpus durchaus abweichend. Was nun endlich die Gattungen Cyperus und Heleocharis anbetrifft, so sind es sehr heterogene Genera, welche eine Menge von Formen enthalten, die anderwärts nicht unterzubringen waren. Es sind durchaus unnatürliche Gattungen. Die engere Systematik der Cyperus-Arten ist weniger auf morphologische Unterschiede als auf habituelle Typen basirt. Ich glaube daher vollkommen berechtigt zu sein, diese beiden Gattungen in je zwei Genera aufzulösen, um so mehr als auch hier eine gewisse Uebereinstimmung zwischen dieser Eintheilung und der morphologischen Gruppirung nicht zu verkennen ist. Von Cyperus trennen wir alle Formen mit innerer Parenchymscheide als „Chlorocyperus“ ab, und für die Heleocharis mit Chlorophyllscheide, stellen wir das neue Genus „Chlorocharis“ auf. Auf die weitere anatomische Charakteristik dieser Gattungen verzichte ich hier, dieselbe findet sich im folgenden Abschnitt.

B. Uebersicht über die anatomischen Charaktere von Stengel und Blatt der Cyperaceae s. str.

I. Chlorocyperaceae.

Innere chlorophyllhaltige Parenchymscheide, unmittelbar unter der Schutzscheide der peripherischen Leitbündel. Pallisaden streng radial um die Gefässbündel angeordnet, daher so viele gesonderte Assimilationscentren als peripherische Leitbündel vorhanden sind. Ausbildung von orbiculären und ovalen Leitbündeln, die nicht nur morphologisch, sondern auch anatomisch scharf zu unterscheiden sind. Mechanischer Aufbau schwach. Allgemeine Structur meist schwammig, von zahlreichen Hohlkanälen durchzogen, niemals Xerophyten. Vorwiegend typische Sumpf- oder Wasserpflanzen. In acht Gattungen ca. 400—600 Arten (Taf. XIX, Fig. 1, 6, 8 und Taf. XVIII, Fig. 5 u. 6).

---

1. **Lipocarpha.** Sieben Arten (3)[1]), ausschliesslich tropisch. Alte und Neue Welt.

---

1) Die eingeklammerte Zahl giebt jeweilen die Zahl der untersuchten Arten der betreffenden Gattung an.

Leitbündel nach Form und Grösse scharf in zwei Zonen gesondert. Um die unmittelbar unter den subepidermalen Rippen verlaufenden orbiculären Leitbündel sind die Pallisaden kranzförmig, radial angeordnet. Die grösseren ovalen Gefässbündel verlaufen mehr central und zeigen wenigstens am Phloëm eine deutliche innere Parenchymscheide. Grundparenchym geschlossen, von keinem centralen Hohlkanal durchzogen. Das mir einzig zur Verfügung stehende Blatt von L. argentea (Bklr.) ist durch einen Haupt- und zahlreiche Nebengelenkapparate ausgezeichnet. Epidermis zwischen den subepidermalen Rippen mit eigenthümlichen, papillösen Auswüchsen. Stomata klein, beweglich, nicht eingesenkt, führen in eine röhrenförmige innere Athemhöhle. Pallisadencharakter des Assimilationsgewebes nicht ausgeprägt. Wenn wir endlich noch hinzufügen, dass bei L. argentea (Bklr.) Phloëm und Xylem durch eine Zone stark verdickter Zellen scharf getrennt, und dass im Phloëm die Siebröhren vorwiegend peripherisch, die Geleitzellen dagegen gegen das Xylem gruppenweise vereinigt sind, so haben wir die hauptsächlichsten anatomischen Merkmale erschöpft.

2. **Hemicarpha.** Drei Arten (1) in tropischen und subtropischen Gebieten; davon war mir nur H. subsquarrosa (Nees.) zugänglich. Aeusserst zart gebaut.

Zellen der Epidermis grosslumig, dünnwandig. Jedem orbiculären Gefässbündel entspricht eine schwache, aus wenigen Bastfasern bestehende subepidermale Rippe. Innere Parenchymscheide dieser orbiculären Bündel sehr gross, beinahe das ganze Leitbündel ausfüllend. Jede subepidermale Rippe entspricht meist nur der inneren Hälfte einer einzigen Epidermiszelle. Höchstens 3—4 grössere ovale Gefässbündel. Centrales Grundparenchym zartwandig.

3. **Ascolepis.** Sechs Arten (4), Süd-Afrika und tropisch Ost-Afrika. Wärmeres Amerika (Taf. XVIII, Fig. 9).

Mechanisch ziemlich stark, einige Arten jedoch schwach bis sehr schwach. Epidermisaussenwand oft stark verdickt, eigenthümlich granulös. Subepidermale Rippen von verschiedener Stärke, relativ breit, jedoch nicht weit centripetal vordringend.

Leitbündel in zwei concentrischen Zonen, peripherisch orbiculäre, central ovale Bündel, letztere am Xylem mit wohlentwickelten Gegengurtungen. Centrum des Stengels von einem weitmaschigen, dünnwandigen Grundgewebe ausgefüllt. Blätter im Querschnitt halbkreisförmig bis kreisrund, sich dem Bau des Stengels eng anschliessend. Blattoberseite mit weitlumigem Wassergewebe. Gefässbündel meist reine Mestombündel, selten von schwachen mechanischen Belegen begleitet. Subepidermale Rippen, vorwiegend auf der Blattunterseite localisirt.

4. **Chlorocyperus.** (36.) Sehr homogen gebaut. Ausbildung der inneren Parenchymscheide, radiale Anordnung des Assimilationsgewebes um die Leitbündel, Bau und Anordnung der orbiculären und ovalen Gefässbündel für die ganze Gruppe äusserst constant, von dem allgemeinen für sämmtliche Chlorocyperaceen gültigen Schema, kaum abweichend. Anatomische Unterschiede erstrecken sich nur auf die Ausbildung des Skeletsystems und des centralen Grundgewebes, sowie auf die speciellere Anordnung der ovalen Gefässbündel. Mechanisch vorwiegend schwach bis sehr schwach gebaut. Centrales Grundgewebe entweder geschlossen oder von einem Hohlkanal durchzogen, oder endlich wie bei Chlorocyperus Papyrus in ein parenchymatisches Netzwerk aufgelöst. Ovale Leitbündel entweder unmittelbar unter den orbiculären Bündeln verlaufend (Chlorocyperus Papyrus) oder über die ganze Querschnittsfläche vertheilt oder auch gegen das Stengelcentrum concentrirt (Chl. junciformis) (Taf. XIX, Fig. 1).

Zu dieser Gattung gehören z. B. folgende, früher unter Cyperus aufgeführte Arten:

Chlorocyperus	Papyrus[1])(Taf. XIX, Fig. 1),	Chlorocyperus	pauper,
„	grammicus,	„	flavescens[1]),
„	Megapotamicus,	„	Mundlii,
„	cimicinus,	„	Eragrostis,
„	abyssinicus,	„	articulatus,
„	intermedius,	„	junciformis[1]),
„	Jacquini,	„	Barteri,
„	pannonicus[1]),	„	polystachyus[1]),
		„	patuliflorus,

1) Europäische Arten.

Chlorocyperus rivularis,
„ latispicatus,
„ Nilagiricus,
„ Aegyptiacus,
Chlorocyperus confertus,
„ Melanostachyus,
„ Iria.
etc.

5. **Kyllingia** (Rottb.). 40 Arten (11), in wärmeren Gebieten beider Hemisphären (Taf. XVIII, Fig. 6).

Mechanisch sehr schwach gebaut. Subepidermale Rippen um das Doppelte, Drei- oder Mehrfache ihrer Querschnittsfläche von einander abstehend und meist stark abgeplattet. Gegengurtungen der Gefässbündel ebenfalls sehr schwach, oft reine Mestombündel. Stengelcentrum mit geschlossenem Grundparenchym oder centralem Hohlkanal. Trichome nur vereinzelt auf der Blattunterseite. Obere Epidermis des Blattes entweder ein- oder mehrschichtig. In ersterem Fall verlaufen die mechanischen Elemente unmittelbar über der Blattunterseite, in letzterem Fall dagegen werden einzelne Zellen der Blattoberseite zu Skeletelementen umgewandelt.

6. **Chlorocharis.** (12.) Subepidermale Rippen zahlreich, meist klein, schwach, nur aus wenigen Bastfasern bestehend, in gleichmässigen Abständen verlaufend. Chlorophyllgewebe, in 2—3 mehr oder weniger deutlich radial um die Gefässbündel angeordneten Pallisadenschichten. So kommt, indem die Assimilation dem Stengel übertragen wird, wieder secundär eine Art Assimilationsring zu Stande. Gefässbündel alle von derselben Form, mehr dem ovalen Typus sich nähernd.

Es sind zwei Gruppen zu unterscheiden:

a) nur innere Parenchymscheide vorhanden. Chl. Balansaeana, Chl. emarginata, Chl. capitata, Chl. geniculata, Chl. subprolifera (früher alle zu Heleocharis).

b) innere und äussere Parenchymscheide vorhanden. Je nachdem die innere oder die äussere Parenchymscheide deutlicher entwickelt ist, nähert sich die betreffende Art in ihren übrigen anatomischen Merkmalen mehr der Gattung Chlorocharis oder Heleocharis.

Chlorocharis vivipara, Chl. palustris (?), Chl. tuberculosa etc. (früher alle zu Heleocharis).

7. **Dichostylis.** Bis jetzt ca. 15 spec., früher unter Scirpus und Cyperus.

Es gehören hierher: D. Micheliana (L. unter Scirpus), D. pygmaea (L. unter Cyperus), D. aristatus (L. zu Cyperus), D. hamulosa (M. B. unter Cyperus), D. nitens (Vahl unter Cyperus), D. patens etc. Fester gebaut als Hemicarpha, steht diesem jedoch sehr nahe. Ovale Gefässbündel über das ganze Grundgewebe vertheilt, subepidermale Rippen breiter und kräftiger. Bezüglich morphologischer Begründung der Gattung siehe Palla: „Zur Kenntniss der Gattung Scirpus", Engler, bot. Jahrbücher, Bd. X, S. 295, Taf. XI, Fig. 1.

8. **Fimbristylis.** 200 spec. (38), vorzugsweise tropisch, mit einzelnen isolirten Arten in den subtropischen und gemässigten Zonen (Taf. XVIII, Fig. 10).

Epidermis meist zart. Aussenwand in der Nähe der Stomata granulös, Radialwände der grösseren Hautzellen sich keilförmig nach der Innenwand verjüngend. Stengel, wenn rund, durch abgeplattete oder etwas centripetal vordringende, sehr genähert verlaufende oder um das Mehrfache ihrer Querschnittsfläche von einander abstehende subepidermale Rippen ausgezeichnet; bei ovalem oder eckigem Stengelquerschnitt beobachten wir eine Concentration der mechanischen Elemente nach den vorgeschobensten Stengeltheilen. Subepidermale Rippen meist ohne Scheide, direct an das Assimilationsgewebe grenzend. Mechanische Belege der Leitbündel unbedeutend, reine Mestombündel weit verbreitet. Bei vielen Arten wird das centrale Grundgewebe von kleineren isolirten Baststrängen durchzogen. Orbiculäre Leitbündel bei einigen Arten sowohl mit innerer als auch äusserer Parenchymscheide [Fim. aspera (Nees), Fim. spadicea etc.]. Zellen der letzteren jedoch immer sehr klein, stark reducirt. Ovale Gefässbündel unmittelbar unter der ringförmigen Zone orbiculärer Bündel verlaufend, im mittleren Theil des Stengels ganz fehlend. Blätter von sehr wechselnder Querschnittsform und nur mit schwachen, isolirten Trichomen.

II. Eucyperaceae.

Innere chlorophyllhaltige Parenchymscheide fehlt, äussere chlorophyllose Parenchymscheide stets vorhanden, besonders in den Blättern deutlich ausgebildet. Pallisaden des Stengels einen geschlossenen Assimilationsring bildend, radial zur Oberfläche des Organs angeordnet. Assimilirende Zellen des Blattes in ihrer Längsrichtung meist senkrecht zur Blattoberfläche stehend. Nur einerlei Gefässbündel. Vorherrschend von mittlerem mechanischen Bau, daneben auch sehr schwach gebaute Formen und typische Xerophyten. Allgemeine Structur etwas compacter als bei den Chlorocyperaceen. Luftkanäle jedoch sehr verbreitet, Intercellularsystem meist reichlich. Sumpfpflanzen, aber auch typische Xerophyten. In 15 Gattungen ca. 550—700 Arten (Taf. XIX, Fig. 2).

---

9. **Fuirena** (Rottb.). 20 Arten (9), Tropen beider Hemisphären, viele endemisch in Capland. Da die subepidermalen Rippen meist abgeplattet sind, die Gefässbündel selbst nur schwache oder auch gar keine Gegengurtungen besitzen, so zeigt diese Gattung vorwiegend mechanisch schwach gebaute Formen. Stomata auf der Blattunterseite stark hervorragend. Epidermis besonders am Blatt relativ reich an papillösen Ausstülpungen und einzelligen Trichomen (Taf. XIX, Fig. 5).

Uebersicht.

I. **Stengel deutlich 3—4eckig, Trichome spärlich, mechanisch am stärksten gebaut.**

A. Stengel viereckig.

1. F. umbellata (Rottb.). Mehrere Gelenkapparate, nur an diesen papillöse Ausstülpungen; Grundgewebe perlschnurförmig aufgelöst.

B. Stengel dreikantig.

2. F. coerulescens (Steud.). Obere Epidermis ohne Haare, dagegen sind einzelne Zellen der unteren Epidermis zu langen, einzelligen Haaren ausgewachsen.

3. F. pubescens (Kth.), schwächer, Papillen nur über den Gelenkapparat und an beiden Blattenden.

II. Stengel rundlich oder halbmondförmig, mechanisch schwächer gebaut.

A. Ganz ohne Haare.

4. Fuirena scirpoidea (Mich.). Trichterförmiges Blatt, Stomata nicht vorragend.

B. Stengel ohne Haare, Blatt mit Papillen.

5. F. repens (?). — Holzparenchym zwischen Xylem und Phloëm nicht verdickt.

6. F. gracilis (Kth.). — Holzparenchym zwischen Xylem und Phloëm stark verdickt.

C. Stengel und Blatt mit Trichomen.

7. Fuirena squarrosa (Mich.)
8. „ simplex (Vahl)

} Leitbündel über den ganzen Querschnitt des Stengels vertheilt.

9. F. glomerata (Lam.). Leitbündel in zwei Zonen.

10. **Carpha.** Zwei Arten (2). Philippinen, Neu-Holland.

Xerophile Anklänge verbeitet. Z. B. Fehlen des Hohlkanals im Xylem der Gefässbündel. Pallisaden mit stark verdickten Membranen. Carpha alpina (R. Br.) zeigt in der centralen Verlagerung der Leitbündel und Skeletelemente Annäherung an Rhizomstructur. Subepidermale Rippen ungefähr um ihren Querschnitt von einander abstehend, durch ihr starkes centripetales Vordringen, erfolgt bei einigen Arten eine Parcellirung des Assimilationsgewebes. Peripherisches Grundparenchym mit stark verdickten Wandungen, dagegen im Stengelcentrum dünnwandig, einen centralen Hohlkanal freilassend. Blätter halbmondförmig oder zuweilen asymmetrisch. Assimilationsgewebe in zwei, durch das Mesophyll gesonderten Zonen angelegt; auf der Blattunterseite meist nur ein-, auf der Blattoberseite dagegen 2—3schichtig.

C. paniculata (Ph.). Philippinen, mit zahlreichen xerophilen Anpassungsmerkmalen.

C. alpina (R. Br.). Neu-Holland, Sumpfcharakter dominirt.

11. **Dulichium.** Eine Art (1). Atlantisches Nord-Amerika.

Unmittelbar unter der stark verdickten Epidermis in kleinen Abständen sogenannte „subepidermale Gefässbündel“, welche nur

von ganz unbedeutenden mechanischen Belegen begleitet sind. Dagegen peripherisches Grundgewebe stark verdickt. Zwischen je zwei peripherischen Gefässbündeln verläuft ein Hohlkanal und das Pallisadengewebe. Zone zwischen Xylem und Phloëm durch stark verdicktes Holzparenchym ausgezeichnet. Blatt mit centralem Gelenkapparat. Leitbündel durch mechanische Rippen mit beiden Epidermen verbunden.

12. **Eucyperus.** (24.) Gegenüber Chlorocyperus mechanisch bedeutend stärker gebaut. Subepidermale Rippen eng verlaufend, oft stark centripetal verlängert direct in die Gegengurtungen der peripherischen Gefässbündel übergehend. Zwischen je zwei subepidermalen Rippen peripherische Hohlkanäle. Gegengurtungen der Gefässbündel oft theilweise miteinander verschmelzend unter Bildung eines inneren Pseudoskeletringes. Assimilationsgewebe immer als mehr oder weniger mächtiger, zusammenhängender, oft gerippter Chlorophyllring ausgebildet. Pallisaden tangential oder radial angeordnet. Gefässbündel meist unmittelbar unter dem Chlorophyllgewebe verlaufend. Grundgewebe erhalten, seltener theilweise resorbirt und dann von einem centralen Hohlkanal durchzogen (Taf. XIX, Fig. 2). Hierher gehören z. B.:

Eucyperus Martianus,
„ longus[1]),
„ Schaffneri,
„ longifolius,
„ textilis,
„ gracilis,
Eucyperus Luzulae,
„ diffusus,
„ bruneovaginatus,
„ pungens,
„ fuscus[1]),
„ alternifolius.

13. **Courtoisia.** Eine Art (1). India orientalis.

Subepidermale Rippen weit abstehend, durch chlorophyllloses oder sehr schwach chlorophyllhaltiges Sternparenchym von einander getrennt (wie bei Juncus). Sternparenchym oft zerrissen, so entstehen peripherische Hohlkanäle. Leitbündel etwas centripetal verlagert, mit starken mechanischen Gegengurtungen. Phloëm nur aus wenigen (8—15) grösseren, hexagonalen dünnwandigen Zellen bestehend, eine Differenzirung in Sieb-

1) Europäische Arten.

röhren und Geleitzellen konnte nicht nachgewiesen werden. Continuirlicher Assimilationsring. Stengelcentrum mit Tendenz zur Hohlkanalbildung.

14. **Androtrichum** (Kth.). Eine Art (1). Rio de Janeiro.

Stengel und Blatt ziemlich gleich gebaut. Breiter Assimilationsring von zahlreichen keilförmigen subepidermalen Rippen durchzogen. Gefässbündel deutlich in zwei Zonen gesondert. Interstitienloses centrales Grundparenchym. Stomata mit Trichterapparat.

15. **Hemichlaena** (Schrad.). Drei Arten (2). Südafrika.

Grosse Uebereinstimmung im Bau der Blätter, dagegen sehr verschieden in der Stengelstructur. Die Blattanatomie zeigt in den starken armartigen Ausbuchtungen der Blattunterseite Anklänge an ähnliche Bildungen bei Xerophyten, die Dünnwandigkeit der Epidermiszellen, die vorragenden Spaltöffnungen, die zarte Cuticula und der schwache mechanische Aufbau widersprechen aber einer solchen Lebensweise. Der Stengel von H. angustifolia (Schrad.) schliesst sich eng an die Blattverhältnisse an, derjenige von H. capillifolia (Schrad.) erinnert lebhaft an Rhizomconstructionen.

16. **Ficinia.** Ca. 40 spec. (24). Beinahe ausschliesslich auf Südafrika beschränkt (Taf. XIX, Fig. 4).

Epidermis zur Rillenbildung neigend. Aeussere Epidermiswand meist ausserordentlich stark verdickt, bei einzelnen Arten (z.B. F. radiata) doppelt so mächtig als ihr Lumen. An den beiden seitlichen Blatträndern von F. truncata und F. radiata beobachten wir je ein schuppenförmiges, einschichtiges Gebilde. Subepidermale Rippen kräftig, zahlreich, selten mechanischer Ring (F. ramosissima). Durch Verschmelzen der localmechanischen Belege benachbarter Leitbündel wird oft noch ein innerer falscher Skeletring angedeutet (F. lithosperma, F. compargensis). Zellwände des centralen Parenchyms oft stark verdickt. Mächtiger Assimilationsring, hin und wieder von localmechanischen isolirten Baststrängen durchzogen. Grosse Mannigfaltigkeit im Bau der Gefässbündel. Typische collaterale Bündel, Phloëm zwischen die

Xylemelemente eingekeilt und selbst typisch concentrische, perixylematische Bündel. Endodermis immer stark verdickt, von einfachen oder verzweigten Porenkanälen durchsetzt.

Anatomisch können wir vier Stengeltypen unterscheiden.

A. Mechanischer Ring.

1. Gefässbündel perixylematisch (F. ramosissima).

B. Subepidermale Rippen.

2. Gefässbündel über den ganzen Querschnitt vertheilt (Ficinia radiata).
3. Gefässbündel in einer ringförmigen peripherischen Zone angeordnet (F. lithosperma, F. secunda, F. stolonifera, F. gracilis etc.).
4. Nur 3—6 central verlaufende Gefässbündel (F. silvatica).

17. **Eriophorum.** 13 Arten (11), meist in der nördlich gemässigten Zone (Taf. XVIII, Fig. 3).

Wenn wir von Eriophorum filamentosum (Bklr.) absehen, von ziemlich einheitlichen anatomischem Bau. Centrales Grundgewebe meist in zwei Schichten differenzirt. Subepidermale Rippen mit den peripherischen Leitbündeln verbunden, oft stark keilförmig ausgezogen. Pallisadencharakter beinahe nie deutlich ausgeprägt, assimilirende Zellen nur länglich rund oder oval bis polyedrisch. Zwischen den subepidermalen Rippen typisches Sternparenchym, bei ausgewachsenem Material dagegen durch Resorption entstandene Hohlkanäle. Blatt meist mit centralem Gelenkapparat. Leitbündel des Mesophylls durch mechanische Belege mit beiden Epidermen verbunden. Holzparenchym zwischen Xylem und Phloëm oft chlorophyllhaltig.

Wie folgendes Schema zeigt, können die einzelnen Wollgräser nach ihrem anatomischen Bau sehr gut unterschieden werden.

I. **Subepidermale Rippen schwach, nicht centripetal verlängert, daher die Leitbündel meistens nicht erreichend.**

1. Erioph. microstachys. — Pallisadencharakter deutlich erhalten, Leitbündel in einer einzigen ringförmigen Zone innerhalb des Assimilationsringes. Centrales Grundgewebe nicht in zwei Schichten differenzirt, ohne Intercellularen.

2. E. alpinum nähert sich Subtribus II. Ausgezeichnet durch auffallend stark verdickte äussere Epidermiswandung und durch die sklerenchymatische Ausbildung der unter den Spaltöffnungen gelegenen Zellen (innerer Becherapparat).

II. Subepidermale Rippen stark centripetal verlängert, mit den Leitbündeln verwachsen.

A. Blätter flächenartig, mit deutlicher Mittelrippe.

a) Zellen des Grundgewebes alle ziemlich gleich gebaut.

3. E. comosum (Vahl). Leitbündel über den ganzen Querschnitt vertheilt. Obere Epidermis zweischichtig. Keine Hohlkanäle.

b) Grundgewebe in zwei Schichten differenzirt.

α) mit Gelenkapparat.

Eriophorum polystachyum L.

4. E. angustifolium (Rottb.). Pallisadencharakter des Assimilationsgewebes nicht ausgeprägt. Durch frühzeitige Resorption des Sternparenchyms entstehen peripherische Hohlkanäle. Der Hauptrippe jedes Blattes entsprechen auf der Blattunterseite zwei getrennte subepidermale Rippen.

5. E. latifolium (Hoppe). In dem peripherisch differenzirten Grundgewebe verlaufen zahlreiche isolirte Leitbündel. Blätter an der Hauptrippe nur mit einer einzigen mächtigen, sichelförmigen mechanischen Rippe. Leitbündel des Blattes durch kräftige subepidermale Rippen mit beiden Epidermen verbunden.

6. E. gracile (Koch). An der Bildung des Gelenkapparates sind zwei Zellschichten betheiligt. Der Hauptrippe des Blattes entsprechen auf der Blattunterseite zwei subepidermale Rippen.

7. E. Virgineum (L.). Hauptrippe des Blattes mit einer einzigen wohlentwickelten subepidermalen Rippe. Gegengurtungen der Gefässbündel verschmelzen theilweise und bekunden so die Tendenz zur Bildung eines mechanischen Ringes.

β) Gelenkapparat in Rückbildung.

8. E. Scheuchzeri (Hoppe). Holzparenchym zwischen Xylem und Phloëm der Leitbündel oft chlorophyllführend.

B. Blatt stengelartig, oval bis dreikantig.

9. E. vaginatum (L.), Assimilationsgewebe im Mesophyll des Blattes von einzelnen isolirten Baststrängen durchzogen.

10. E. Chamissonis (C. A. Meyer). Blatt im Querschnitt halbmondförmig, auf der concaven Seite kein Chlorophyllgewebe.

III. Mit mechanischem Ring.

11. E. filamentosum (Bklr.). Epidermis mit zahlreichen, einzelligen, papillösen Trichomen. Grundgewebe sehr stark verdickt, kleine dreieckige Intercellularen zwischen sich freilassend. Chlorophyllgewebe nur 2—3schichtig, aus rundlichen bis polygonalen Zellen bestehend.

18. **Scirpus.** Etwa 180 Arten. An feuchten Orten und Sümpfen über die ganze Erde verbreitet; davon sind Scirpus Michelianus (L.), pygmaeus (Lam.) und congestus (Hamil.) abzutrennen und dem Chlorocyperi unterzuordnen.

Bezüglich der anatomischen Merkmale siehe Palla[1]), woselbst die Gattung in acht Untergruppen aufgelöst ist. Von diesen Untergruppen sind hierher zu rechnen: Scirpus s. str.; Holoschoenus, Blysmus, Schoenoplectus und Isolepis. Dieselben lassen sich auch sehr gut nach dem anatomischen Bau ihres Stengels unterscheiden, wie etwa folgende Tabelle (siehe S. 89) zeigt.

19. **Pentasticha.** Eine Art (1). Im tropischen Afrika und auf Madagaskar.

Stengel dreikantig, mechanische Elemente vorzüglich an den drei Flügeln concentrirt. Epidermis einschichtig, Stomata zart, etwas über die Flucht der Epidermis hervorragend. Mächtiger Chlorophyllring mit tangential verlaufenden, schlauchförmigen Assimilationszellen. Einige grössere Leitbündel verlaufen unmittelbar unter dem Chlorophyllgewebe. Phloëm meist stark entwickelt, Siebröhren central, Geleitzellen kranzförmig um dieselben angeordnet. Centrales dünnwandiges Grundgewebe. Im Blatt ist die obere Epidermis als Wassergewebe ausgebildet. Medianer Gelenkapparat. Grössere mechanische Rippen nur unter dem centralen Gefässbündel und je zwei Sicheln an den beiden verbreiterten Blatträndern.

1) Abbildungen der fünf Typen innerhalb der Gattung Scirpus s. l. finden sich in Engler, Botan. Jahrbücher, Bd. X, Tafel 11.

	Subepidermale Rippen	Chlorophyllgewebe	Gefässbündel	Centrales Grundgewebe
1. Scirpus s. str. .	zahlreich, meist direct mit den peripherischen Leitbündeln verbunden	zwischen der Epidermis und den peripherischen Leitbündeln, von grösseren Intercellularen durchzogen	zahlreich, Xylem u. Phloëm meist mit Bastbelegen: peripherische Bündel kleiner, in einer einfachen Reihe angeordnet, durch Athemkanäle getrennt	ausgewachsen, mit grossem, centralem Luftkanal.
2. Holoschoenus .	zahlreich, isolirt, nicht bis zu den peripherischen Leitbündeln reichend	Chlorophyllgewebe zwischen d. subepiderm. Rippen mehr od. weniger tief herunterlaufend; Anfang eines continuirlichen Assimilationsringes	peripherisch, in 2—3 unregelmässigen, concentrischen Reihen zusammengedrängt	grosser Luftkanal oder lockeres Mark.
3. Blysmus . . .	weniger zahlreich, ziemlich weit abstehend, nur wenige setzen sich bis zu den peripherischen Leitbündeln fort	continuirlicher mächtiger Assimilationsring, sich bis zu den peripherischen Leitbündeln erstreckend	zu einem einreihigen Kranz angeordnet, nach Grösse sehr wechselnd; am Xylem immer Bastsicheln, am Phloëm jedoch nur bei den grösseren Bündeln; zwischen den einzelnen Bündeln verlaufen immer Athemkanäle	Mark erhalten.
4. Schoenoplectus	zahlreich, aber sehr schwach	continuirlicher, 2—3 schichtiger Chlorophyllring; Assimilationsthätigkeit vom Stengel übernommen	Phloëmelemente untereinander sehr ungleich, peripherischer Kranz v. Leitbündeln, daneben meist noch einzelne Leitbündel, an den Stellen, wo die Maschen des Grundgewebes zusammenstossen	Markschicht netzartig aufgelöst, von grossen Luftgängen durchzogen.
5. Isolepis. . . .	wenige, jedoch meist fünfeckig, breit (d. h. eine Rippe entspricht 3—6 Epidermiszellen)	desgleichen	nur 3—6 Gefässbündel in den peripherischen Theilen des centralen Grundgewebes	Markschicht meist erhalten.

20. **Psilocarya** (Torr.). Sechs Arten (2). In Australien, Nord- und Südamerika.

Stengel dreikantig, Epidermis einschichtig, kleinlumig. Peripherische Leitbündel von verschiedener Grösse mit starken mechanischen Belegen am Phloëm, welche gelegentlich zu einem Pseudoskeletring verschmelzen. Chlorophyllgewebe von kleinen Hohlkanälen durchzogen. Grundgewebe in 2 scharf von einander getrennte Theile differenzirt, peripherische Zone compact mit stark verdickten Zellwänden, centrale Theile dünnwandig, locker, bei ausgewachsenen Exemplaren oft vollkommen verschwunden.

21. **Dichromena** (Vahl). Acht Arten (2). Nord- und Süd-Amerika. (Taf. XVIII, Fig. 4.)

Mächtiger Assimilationsring, keine selbstständigen subepidermalen Rippen. Stereomelemente nur die, meist etwas nach dem Stengelcentrum verlagerten Gefässbündel begleitend.

22. **Heleocharis**[1]). 80 Arten (20). Von den Tropen bis in das arktische Gebiet beider Hemisphären weit verbreitet. (Taf. XVIII, Fig. 11.)

Luftkanäle ebensoviele als Gefässbündel, 4 bis zahlreiche. Die zahlreichen, subepidermalen Bastbündel, die im Querschnitte mehr oder weniger die Form eines Fünfeckes zeigen, bewahren deutlich die Gestalt der Epidermiszelle, aus der sie hervorgegangen sind. Diaphragmen sind vorhanden. Grösse der einzelnen Phloëmelemente sehr verschieden.

23. **Acoridium** (Nees). Eine Art (1). Manilla, Phillipinen. (Taf. XVIII, Fig. 1 u. 2.)

Ausgesprochener Xerophyt. Stengel und das einzig ausgebildete Blatt der Länge nach miteinander verwachsen, indem das Blatt den sehr rudimentären Stengel scheidenartig umgiebt. Stengel. — Grund- und Assimilationsgewebe kaum angedeutet, besteht beinahe nur aus mechanischen Elementen, welche von vier mächtigen Leitbündeln durchzogen werden. Phloëm sehr stark

1) Siehe: Dr. E. Palla, Zur Kenntniss der Gattung Scirpus in Engler's Botanische Jahrbücher, Bd. X, S. 299.

ausgebildet, Xylem dagegen schwach. Blatt. — Mächtiges Wassergewebe an der Verwachsungsstelle von Stengel und Blatt. Stomata mit äusseren Athemhöhlen, in die Ausbuchtungen des Blattes eingesenkt. Gefässbündel in die mächtigen subepidermalen Rippen eingebettet. Subepidermale Rippen von der Epidermis durch eine einfache Chlorophyllschicht getrennt.

24. **Hypolytrum.** — 25 Arten (10). In den tropischen und subtropischen Gebieten beider Hemisphären. (Taf. XVIII, Fig. 8, Taf. XIX, Fig. 7.)

In Stengel und Blatt äusserst stark gebaut, vielfach xerophile Anklänge. Epidermis meist 2—4schichtig, selten einschichtig. Aeusserste Epidermisschicht kleinlumig, oft gerbstoffhaltig, mit sehr stark verdickter, zuweilen papillöser Aussenwand; 2—3 folgende Schichten, grosslumiger, zartwandig, fungiren als typisches peripherisches Wassergewebe. Unter der Epidermis folgt ein mehr oder weniger mächtiger, continuirlicher Assimilationsring. Subepidermale Rippen fehlen, nur bei H. distachyum und H. laxum verlaufen unter der Epidermis abgeplattete Baststränge von sehr verschiedener Mächtigkeit. Dieselben verschmelzen oft theilweise miteinander unter Bildung eines flachen Skeletringes. Sonst sind die mechanischen Elemente immer streng an die Gefässbündel gebunden. Leitbündel stets über das ganze Grundparenchym vertheilt, jedoch unmittelbar unter dem Chlorophyllgewebe besonders eng verlaufend, indem hier die Bastbelege am Phloëm besonders mächtig sind und oft miteinander verschmelzen, entsteht auch hier oft ein mechanischer Ring. Gefässbündel meist vollkommen in Bast eingebettet. Centrales Grundgewebe geschlossen, oft ziemlich dickwandig. Blattbau für jede Art wieder verschieden. Hauptrippen über die Blattober- resp. Blattunterseite hervorragend, Nervenparenchym, mehrschichtige obere und untere Epidermis, Gelenkpolster, einzellige Sklerenchymlage unter der oberen Epidermis (wie bei vielen immergrünen Pflanzen), isolirte Baststränge im Mesophyll, Dickwandigkeit der Pallisaden, Ansammlung von Gerbstoffeinschlüssen in bestimmten Zonen etc., sind alles Merkmale, welche die grosse Mannigfaltigkeit der Blattanatomie von Hypolytrum hinlänglich charakterisiren.

Literatur-Verzeichniss.

Dieses Verzeichniss macht keineswegs Anspruch auf Vollständigkeit, es bezweckt nur eine Zusammenstellung der hauptsächlichsten Cyperaceen-Arbeiten.

Böckeler, Cyperaceae in Linnaea, Bd. 36.

—, Ueber die Variabilität der Narbenzahl innerhalb einer Art (= Carex) in Flora 1875, p. 562—565.

Bentham et Hoocker, Genera plantarum, III, p. 1037.

Caruel, Annales des sciences naturelles, 5. série, tome VII, p. 107.

Cyrillo, Cyperus Papyrus. Parma 1796 mit 2 Tafeln.

Sal. Thomas Drejer, Symbolae Caricologiae. Leipzig 1844.

Duval-Jouve, Etude histotaxique des Cyperus de France.

— —, Sur une forme de cellules épidermiques qui paraissent propres aux Cyperacées.

— —, Diaphragmes vasculifères des monocotylédones aquatiques.

Diese drei Abhandlungen sind erschienen in den Mémoires de l'Académie de Montpellier. Sciences, Tome VIII.

Eichler, Blüthendiagramme, I, p. 113.

Endlicher, Genera plantarum, I, p. 109.

Heer, Flora tertiaria Helvetiae, I, p. 72 und III, p. 163.

Klinge, Vergleichende histologische Untersuchungen der Gramineen- und Cyperaceen-Wurzeln. In mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg, Bd. XXVI, p. 12.

Kunth, Enumeratio plantarum, II.

—, in Wigmann's Archiv, II, p. 349, Tab. VII.

—, in Abhandlungen der königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1837 (erschienen 1839), p. 37 und 1839 (1841), p. 1 ff.

Lestiboudois, Essai sur la famille des Cyperaceae, 1819.

Nees ab Esenbeck, in Linnaea, IX.

— —, in Flora brasiliensis von Martius, III, 2.

Dr. Ed. Palla, Zur Kenntniss der Gattung Scirpus in Engler's Botan. Jahrb., X, S. 294—301.

Ferd. Pax, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Cyperaceen in Engler's Botan. Jahrbücher, VII, S. 287—318, Taf. II.

— —, Cyperaceae mit 56 Einzelbildern in 12 Figuren in Engler-Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. II, S. 98—126.

Payer, Traité d'organogénie, p. 698, t. 147.

Schlechtendal, Ueber die Blüthentheile von Fuirena und deren Bedeutung. In der Botan. Zeitg. 1845, Sp. 849.

Schimper, Traité de palaeontologie, II, p. 408.

S. Schwendener, Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzungsberichte der königl. preuss. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin, Bd. VI, 1889.

Jakob Sturm und Dr. David Hoppe, Caricologia germanica, Nürnberg 1835.

E. Wilczeck, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Frucht und des Samens der Cyperaceen (mit 6 Tafeln). Botan. Centralblatt, XIII. Jahrg., Bd. LI, No. 5/6.

Ergebnisse.

1. In der überaus grossen Armut charakteristischer Anpassungserscheinungen des Hautgewebes und in dem zarten lockeren Bau der Gefässbündel kommt der hygrophile Grundcharacter der Cyperaceae s. str. immer wieder zum Ausdruck. Dies gilt selbst für die wenigen, unter extremen Lebensbedingungen vegetirenden Arten und Gattungen.

2. Im Stengel beeinflusst die xerophile Lebensweise in erster Linie die Ausbildung des mechanischen Systems, im Blatt dagegen den Bau des Assimilationsgewebes.

3. Stengel und Blatt der Cyperaceen sind anatomisch nicht scharf zu trennen, auch ausgewachsen werden beide durch eine continuirliche Reihe von Zwischenformen miteinander verbunden.

4. Zahlreiche Cyperaceen sind durch das Auftreten der inneren Parenchymscheide, einer einfachen chlorophyllhaltigen Zellschicht innerhalb der Schutzscheide der Gefässbündel ausgezeichnet.

5. Das Vorkommen der inneren chlorophyllhaltigen Parenchymscheide bedingt, (wenn wir von einigen wenigen Fällen absehen), immer das Fehlen der äusseren chlorophyllosen Parenchymscheide.

6. Das Chlorophyll der inneren Parenchymscheide ist assimilationsfähig.

7. Das Auftreten der inneren Parenchymscheide mag sich auf die Hälfte aller Scirpoideen erstrecken, das heisst etwa 400 Arten umfassen.

8. Die Cyperaceen mit innerer Parenchymscheide bilden anatomisch eine scharf umgrenzte Gruppe. Auf diesen anatomischen Bau gestützt, ist die Familie der Cyperaceen s. str. (Scirpoideen), je nach dem Vorkommen oder Fehlen der inneren Parenchymscheide in die beiden Unterfamilien der Chlorocyperaceae und Eucyperaceae zu trennen.

9. Das Assimilationsgewebe der Chlorocyperaceen ist radial um die einzelnen Leitbündel angeordnet, daraus resultiren so viele gesonderte Assimilationscentren als peripherische Leitbündel vorhanden sind.

10. Die Chlorocyperaceen besitzen zweierlei Gefässbündel, orbiculäre und ovale. Sie sind nicht nur nach ihrer Querschnittsform, sondern auch noch nach ihrem anatomischen Bau wohl zu unterscheiden.

11. Die schwache Ausbildung des Assimilationsgewebes der Chlorocyperaceen wird durch das Auftreten einer inneren Parenchymscheide und durch die directe Ableitung der Assimilationsproducte aus den Pallisaden ermöglicht, oder mit anderen Worten, die quantitative Verminderung der Assimilationselemente wird durch ihre qualitative Ausbildung und Anordnung ersetzt.

12. Die Chlorocyperaceen bilden innerhalb der alten Familie der Cyperaceen s. str. (Scirpoideen) nicht nur anatomisch, sondern sehr wahrscheinlich auch phylogenetisch eine einheitliche Gruppe.

13. Mit Ausnahme der beiden artenreichen Gattungen Cyperus und Heleocharis sind die Vertreter jeder anderen Gattung entweder alle im Besitz der inneren Parenchymscheide (= Chlorocyperaceae) oder sie fehlt ihnen immer (= Eucyperaceae).

a) Zu den Eucyperaceen gehören:

Hypolytrum, Carpha, Dulichium, Courtoisia, Androtrichum, Hemichlaena, Ficinia, Eriophorum, Acoridium, Pentastichia, Psilocarya und Dichromena.

b) Chlorocyperaceen sind:

Lipocarpha, Hemicarpha, Ascolepis, Kyllingia, Fuirena, Fimbristylis.

c) Cyperus und Heleocharis. Jede dieser beiden Gattungen ist daher in zwei Gattungen aufzulösen.

Von Cyperus trenne ich alle Formen mit innerer Parenchymscheide als neue Gattung *„Chlorocyperus“ (nov. gen.)* ab; und für alle Heleocharis mit innerer Parenchymscheide stelle ich das neue Genus *Chlorocharis (nov. gen.)* auf[1]).

14. Hypolytrum bereitet in seiner Blattanatomie höhere Verhältnisse vor.

15. Die Anpassungsfähigkeit des Cyperaceenblattes zeigt sich nicht sowohl in der grossen Formenmannigfaltigkeit, als vielmehr im anatomischen Bau.

1) Von Scirpus ist endlich die Untergruppe Dichostylis (= Chlorocyperaceae) als selbstständige Gattung abzutrennen.

Vorliegende Arbeit wurde im königlich botanischen Institut der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin im Winter-Semester 1890/91 und Sommer-Semester 1891 unter Leitung des Herrn Professor Dr. S. Schwendener ausgeführt. An dieser Stelle möge es mir vergönnt sein, meinem hochverehrten Lehrer für seine mannigfachen Anregungen und freundlichst ertheilten Rathschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Professor Dr. Engler, Director des botanischen Gartens und Museums zu Berlin, bin ich für die zuvorkommende Ueberlassung von Material aus dem reichen königlichen Herbarium zu tiefem Danke verpflichtet, sowie auch Herrn Professor Dr. Klebs in Basel, für die während der Ausarbeitung mir zu Theil gewordene, bereitwilligst gewährte Unterstützung.

Figuren-Erklärung.

Tafel XVIII.

Fig. 1 u. 2. Acoridium tenellum (Nees ab Esenb.).

Fig. 1. Centraler Stengel mit einem scheidenförmigen Blatt (in seiner ganzen Länge) verwachsen. *w* = Wassergewebe; *st* = Lage der Stomata; *ch* = Chlorophyllschicht zwischen Epidermis und subepidermalen Rippen; *r* = Assimilationsgewebe des Stengels.

Fig. 2. Verwachsungsstelle von Blatt und Stengel (mit Object *E*). *a* = Epidermis des rudimentären Stengels; *b* = Epidermis des Blattes; *m* = Andeutung von Trennungsspalten zwischen Blatt und Stengelepidermis; *d* = Rest von Chlorophyllgewebe im Stengel.

Fig. 3. Eriophorum filamentosum (Bklr.). Querschnitt durch einen Theil des Stengels. *r* = Epidermis mit einzelligen, papillösen Haaren; *ch* = Assimilationsring mit stark verdickten Wandungen.

Fig. 4. Dichromena nervosa (Presl.). Stengelquerschnitt.

Fig. 5. Cyperus cimicinus (Presl.). Querschnitt durch ein orbiculäres Bündel mit den drei geschlossenen Scheiden.

Fig. 6. Kyllingia squamulata (Vahl). Querschnitt durch ein orbiculäres Bündel mit den drei Scheiden und einem einzigen centralen Gefäss.

Fig. 7. Cyperus abyssinicus. Phaneropore Spaltöffnung.

Fig. 8. Hypolytrum latifolium (Rich.). Phaneropore Spaltöffnung der Blattunterseite.

Fig. 9. Ascolepis capensis (Kth.). Spaltöffnungsapparat aus sechs Zellen bestehend. I = Schliesszelle; II = erste Nebenzelle; III = zweite Nebenzelle. *a* = Athemraum.

Fig. 10. Fimbristylis ferruginea (Vahl). Radialwände sich gegen die innere Epidermiswand verjüngend. (Objectiv *E*).

Fig. 11. Heleocharis rostellata (Torrey). Durchschnitt durch die Epidermis mit nach der Mitte verdünnten Radialwänden. (Objectiv *E*.)

Tafel XIX.

Fig. 1. Cyperus incompletus (Lk.). Blattquerschnitt als Typus der Chlorocyperaceen, zeigt die Uebereinstimmung von Assimilationsgewebe und innerer Parenchymscheide. I = ovales Leitbündel; *d* = chlorophylllose Durchlasszellen; *i* = innere Parenchymscheide; *a* = Assimilationsgewebe; II = orbiculäres Leitbündel.

Fig. 2. Cyperus alternifolius (L.). Blattquerschnitt als Typus der Eucyperaceen. *a* = äussere Parenchymscheide; *c* = Schutzscheide; *H* = Xylem; *L* = Phloëm.

Fig. 3. Androtrichum polycephalum (Kth.). Trichterapparat. *a* = äusserer Vorhof; *r* = Athemraum; *i* = Intercellularen zwischen den (*t*) Trichterzellen.

Fig. 4. Ficinia stolonifera (Nees ab Esenb.). Rillenbildung mit vorragenden subepidermalen Rippen.

Fig. 5. Fuirena squarrosa (Mich.). Rillenbildung mit zurücktretenden, eingesenkten subepidermalen Rippen. *u* = untere Epidermis.

Fig. 6. Cyperus confertus (Sw.). Querschnitt durch den Blattrand.

Fig. 7. Hypolytrum humile (Bklr.). Schematischer Blattquerschnitt.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Gefässbündel des Laubblattes von Papyrus cicuta, das Bündel ist von drei Scheiden umgeben, einer inneren Chlorophyllscheide, der prosenchymatischen Schutzscheide und einer äusseren Chlorophyllscheide, deren radial gestreckte Zellen das Assimilationsgewebe des Blattes bilden (nach Haberlandt: Physiolog. Pflanzenanatomie, Fig. 61).

Fig. 9. Cyperus spec. Kegelzelle über einer subepidermalen Rippe.

Fig. 10. Lipocarpha argentea (Br.). Papillöse Ausstülpung einer Epidermiszelle über einer subepidermalen Rippe.

Fig. 1.
Fig. 8.
Fig. 10.
Fig. 7.
Fig. 6.
Fig. 11.
Fig. 4.
Fig. 3.
Fig. 5.
Fig. 2.
Fig. 9.
M. Rikli, del.
Lith. Anst. v. Julius Klinkhardt in Leipzig

Fig. 1.

Fig. 3.

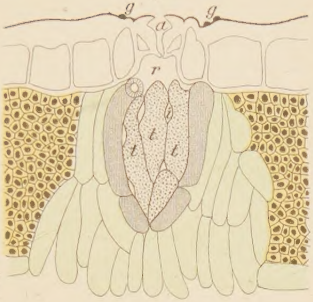

Fig. 5.

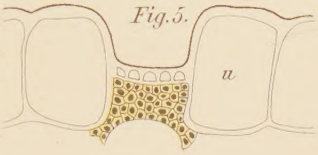

Fig. 4.

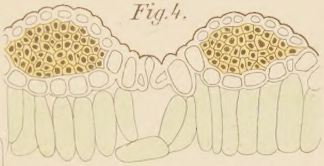

Fig. 2.

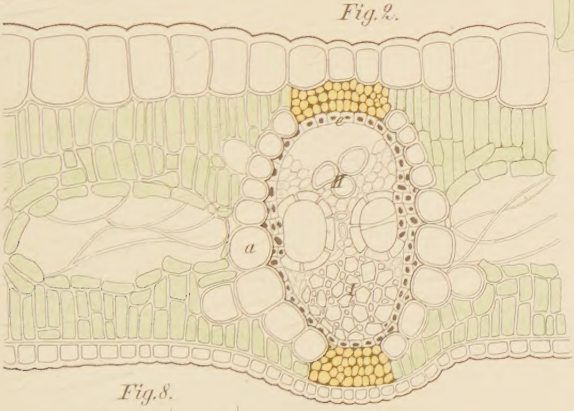

Fig. 6.

Fig. 8.

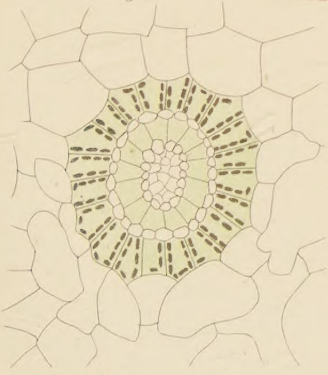

Fig. 9.

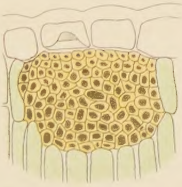

Fig. 10.
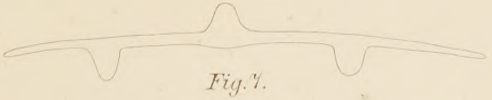
Fig. 7.